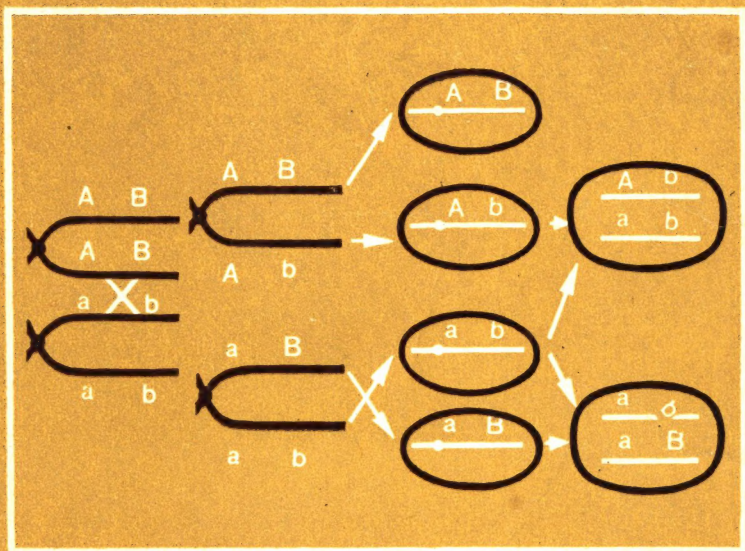


ДЖ. МЭЙНАРД СМИТ

# ЭВОЛЮЦИЯ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ









**THE EVOLUTION OF SEX**

*JOHN MAYNARD SMITH*

Professor of Biology  
University of Sussex

Cambridge University Press  
Cambridge  
London New York Melbourne

ДЖ. МЭЙНАРД СМИТ

# ЭВОЛЮЦИЯ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

Перевод с английского  
жанд. физ.-мат. наук А. Д. БАЗЫКИНА

Издательство «Мир»  
Москва 1981



Имя автора — известного английского ученого — хорошо знакомо советскому читателю по его предыдущим книгам (Математические идеи в биологии. М.: Мир, 1970; Модели в экологии. М.: Мир, 1976). В настоящей монографии рассмотрены проблемы соотношения половой и бесполой форм размножения, их сравнительные преимущества и недостатки с популяционной точки зрения. Приведены данные о факторах отбора при различных типах полового размножения и данные по эволюции частоты мутаций.

Предназначена для широких кругов биологов (эволюционистов, ботаников, зоологов, биофизиков, генетиков и других).

*Редакция литературы по биологии*

2005000000

21001—105

М ————— 105—81 ч. 1

041(01)—81

© Cambridge University  
Press 1978

© Перевод на русский  
язык, «Мир», 1981

## ОТ ПЕРЕВОДЧИКА

В последние десятилетия повсеместно наблюдается процесс активного проникновения математических идей и методов в самые разные естественные и гуманитарные науки. Не составляет исключения и биология. Однако реальные успехи на этом поприще весьма ограничены. Дело в том, что современный математический аппарат в основном сформировался, во-первых, в силу внутренней логики развития математической науки, а во-вторых, в ответ на запросы физики и техники. Что касается биологии, то здесь математикам материал и проблематика зачастую справедливо представляются слишком малоупорядоченными для применения формальных методов, а биологам, в свою очередь, — недопустимо «переупрощенными» те предпосылки, которые принято закладывать в основу математических моделей.

Фактически плодотворными для биологии можно считать три области контакта с математикой. Это биохимия (точнее, биохимическая кинетика), экология и генетика (в первую очередь популяционная). Плодотворность таких контактов, по-видимому, объясняется не какой-то сравнительной простотой этих отраслей биологии, а их большей концептуальной упорядоченностью, тем, что в этих областях наилучшим образом удастся выделить элементарные объекты, явления и связи между ними. Важно, что процесс

«математизации» при этом является в идеале в каком-то смысле «автокаталитическим», причем в двух отношениях. Во-первых, удачное внедрение математических идей и методов в какую-либо созревшую для такой формализации отрасль науки почти автоматически ведет к дальнейшему упорядочению системы понятий этой науки, к более четкой постановке проблем и формулировке решающих вопросов, стимулирующих соответствующие направления конкретных исследований и планирование ключевых экспериментов. Во-вторых, экспансия математики имеет тенденцию постепенно расширяться, захватывая смежные научные дисциплины.

Примером этого является настоящая книга, посвященная в основном распространению идей и методов математической популяционной генетики на широкий круг общебиологических проблем, связанных с происхождением различных способов размножения в растительном и животном мире. Автор книги, профессор Сассекского университета в Англии, специалист по математическому моделированию в биологии хорошо известен советским исследователям. Его предыдущие работы, посвященные более традиционным областям математической биологии, переведены на русский язык. Это «Математические идеи в биологии» (М.: Мир, 1970) и «Модели в экологии» (М.: Мир, 1976). Настоящая книга радикальным образом от них отличается в двух отношениях. Во-первых, общебиологическая проблематика книги заставляет автора привлекать большой фактический материал, относящийся к различным биологическим дисциплинам, — генетике, цитологии, экологии, общей зоологии и ботанике, эволюционному учению, — и к самым разнообразным типам организмов. Это создает неизбежные трудности для читателя, прежде всего в силу далеко не полной упорядоченности используемой терминологии. При переводе я счел правильным отказаться от подстрочных примечаний, поскольку в противном случае они неизбежно заняли бы неоправданно много места. Во-вторых, книга носит остро дискуссионный, я бы сказал «постановочный» характер. Автор при анализе любой проблемы не ограничивается изложением аргументов в пользу какой-то одной теории, а приводит зачастую целый спектр гипотез, подчеркивая, что некоторые из них даже не являются взаимоисключающими. В книге хорошо передан характер



живой, развивающейся науки с ее прозрениями, тупиками и противоречиями.

Заслуживает специального внимания точка зрения автора на роль математического моделирования. В отличие от многих «ортодоксальных модельеров», он не считает, что построение и исследование даже идеальной математической модели обеспечивает нам решение биологических проблем. Основное значение исследования моделей состоит не в ответе на биологические вопросы, а в правильной формулировке альтернатив, в установлении наиболее существенных черт явления, принципиальных для правильной постановки вопроса к экспериментаторам. Особенно следует отметить отсутствие у автора грозящего в последнее время распространиться математического фетишизма: он подчеркивает, что результат исследования модели, даже основанной на несомненных биологических предпосылках, еще не является истиной в последней инстанции, но требует содержательного осмысления и интерпретации на интуитивном уровне. Это относится как к аналитическому исследованию моделей, так и в особенности к имитационному моделированию.

Принципиальность затронутых в книге проблем, широта привлекаемых к рассмотрению материалов и методов, живой стиль изложения делают книгу интересной для широкого круга биологов и для специалистов в области математического моделирования.

*А. Базыкин*

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Цель этой книги — разобраться в том, какие факторы отбора ответственны за эволюцию полового размножения, систем скрещивания, частоты рекомбинаций и мутаций. Я мог бы назвать ее «Эволюция генетических систем», если бы не существовало классической монографии под таким названием. Но Дарлингтон подходит к проблеме с позиции цитолога, с подозрением относясь к математическим рассуждениям, мой же подход — это подход популяционного генетика.

Работая над текстом, я несомненно находился под сильным влиянием книги Уильямса «Пол и эволюция» (G. C. Williams, Sex and Evolution). Так же как и он, я с неприязнью отношусь к панглоссианской вере в то, что, если какие-то признаки выглядят полезными для вида, все и так ясно. Я не питаю иллюзий, что решил все поставленные мною проблемы. В действительности наиболее фундаментальные вопросы о природе факторов, ответственных за поддержание полового размножения и генетической рекомбинации, мною не решены. Что касается полового размножения, то определить относительное значение группового и индивидуального отбора довольно трудно. Если же речь идет о рекомбинациях, то здесь групповой отбор вряд ли играет существенную роль, однако мне не ясно, достаточно ли рассмотренных мною быстродействующих факто-

ров отбора для объяснения имеющихся данных или необходимы модели качественно нового типа.

Несомненно, такая незавершенность затрудняет чтение книги. Автор, имеющий твердую точку зрения на все на свете, может построить изложение четко и последовательно. Я же чувствую, что скорее спорю сам с собой, приводя аргументы в пользу сперва одной, а затем другой точки зрения. Чтобы помочь читателю, большинству глав я предпослал «преамбулы»; кроме того, когда мне казалось, что это полезно для ясности изложения, я не боялся повторений.

Я не пытался дать исчерпывающий обзор сравнительных данных по различным системам размножения, а лишь старался с максимальной ясностью сформулировать теоретические результаты и достаточно убедительно показать, какого рода факты могут быть существенными для решения данной проблемы. При работе над этой книгой я с удивлением обнаружил, как часто решающие факты не оцениваются должным образом просто потому, что четко не сформулированы теоретические положения. Если даже единственным, чего я достигну, будет привлечение внимания экспериментаторов и натуралистов к сбору важных данных, я буду вполне удовлетворен.

Некоторых аспектов эволюции генетических систем я не касаюсь совсем. К ним относятся: структура хромосом, генетика определения пола и половая несовместимость, значение гапло-диплоидных жизненных циклов и парасексуальные процессы у прокариот. Я не пытаюсь обсуждать также молекулярные основы рекомбинаций и мутаций. Все эти предметы имеют отношение к главной теме книги, однако я предпочитаю оставаться в рамках вопросов, о которых могу сказать что-то новое.

Большую часть книги я написал, работая в зоологическом музее Мичиганского университета в Энн-Арбор. Находясь там, я принимал участие в работе семинара, на котором обсуждались многие вопросы, затронутые в этой книге. Я безжалостно эксплуатировал аспирантов, которые разыскивали для меня ссылки на источники, рассказывали о своей работе и навели на новые мысли. Единственное мое оправдание в том, что я их предупреждал заранее о своем намерении воспользоваться результатами их трудов. Я благодарен им всем за то, что они так стимулировали мою



деятельность во время пребывания в Энн-Арбор. Эта книга была прочитана в рукописи моими коллегами Брайаном и Деборой Чарлзуорс и Джо Фелсенстейном из Вашингтонского университета, а также Эриком Чарновом и Джимом Буллом из Университета штата Юта. Я им очень благодарен за замечания, хотя и не всегда следовал их советам.

Дж. Мэйнард Смит

Сассекский университет  
июль 1977 г.

## ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Эту главу следует рассматривать как путеводитель по всей книге. В ней я в общих чертах обрисовываю проблемы, которые, как мне кажется, являются центральными и требуют решения, кратко останавливаюсь на теории вопроса и различных типах данных, имеющих отношение к делу, и (в тех случаях, когда это представляется полезным) прямо называю главы и разделы, в которых в дальнейшем рассматривается тот или иной вопрос.

Центральная проблема состоит в следующем: какие факторы отбора поддерживают в природе половое размножение и генетическую рекомбинацию? Классификацию различных теорий полезно дать по двум критериям: во-первых, по временному, и, во-вторых, по элементарным единицам отбора; ими могут быть популяция, особь или ген. При классификации по характерным временам на одном конце шкалы мы имеем факторы отбора типа тех, которые ответственны за возникновение индустриального меланизма или появление устойчивости к инсектицидам в природных популяциях. Такие факторы могут (по крайней мере в принципе) увеличивать концентрацию аллеля с высокой частотой рекомбинаций по сравнению с концентрацией редко рекомбинирующего аллеля в каждом последующем поколении. Указанные факторы действительно существуют (гл. 6), но далеко не ясно, являются ли они единственными или хотя бы наиболее важными из всех.

На другом конце шкалы находятся факторы отбора, которые приводят к увеличению частоты рекомбинаций, лишь когда их действие накапливается за время, достаточное для того, чтобы некоторые популяции вымерли и на их месте возникли новые. Несколько ниже я вернусь к рассмотрению таких факторов. Однако помимо этого существуют

факторы отбора, действующие в рамках отдельных популяций в течение промежуточных отрезков времени. При этом нет гарантии, что концентрация аллеля с высокой частотой рекомбинации будет увеличиваться непременно в каждом последующем поколении, однако за десятки или сотни поколений она все-таки возрастет (гл. 7). Такие процессы трудно анализировать, но они вполне могут оказаться наиболее важными среди всех, с которыми мы сталкиваемся.

Более обычный способ классификации факторов отбора — это выделение «группового» и «индивидуального» отбора. Естественный отбор, вообще говоря, будет действовать в любом множестве объектов, которым присущи способность к размножению, наследственность и изменчивость. Если такими объектами являются особи, мы можем говорить об индивидуальном отборе. Именно с этим типом отбора имеет дело подавляющее большинство эволюционных теорий. Если же указанные объекты представляют собой группы особей (виды или репродуктивно изолированные популяции), мы говорим о групповом отборе. Точка зрения, согласно которой единственной адаптацией, возникающей под действием группового отбора, является половое размножение, принадлежит Фишеру, и он же обмолвился о том, что процесс рекомбинации можно объяснить и без привлечения группового отбора (стр. 156).

Причина, по которой большинство эволюционистов неохотно признают групповой отбор важным фактором эволюции, заключается в том, что обстоятельства, при которых признак, полезный для группы, но вредный для особи, мог бы распространяться в популяции, должны быть очень специальными, и стечения таких обстоятельств вряд ли часто возникают в природе (Maynard Smith 1976c; противоположная точка зрения изложена в работе Gilpin, 1975). Я сам активно заинтересовался эволюцией генетических систем примерно в 1964 г., когда понял, что нелогично отвергать взгляды Винни-Эдвардса (Wynne-Edwards, 1962) на роль группового отбора в экологии и в то же время принимать основанное на групповом отборе объяснение полового размножения. По-видимому, интерес Дж. Уильямса к генетическим системам возник сходным образом, хотя самому ему кажется, что он был инициирован не Винни-Эдвардсом, а скорее работой Эмерсона (Emerson, 1960).



Итак, может ли половое размножение поддерживаться групповым отбором? Ход рассуждений в простейшем виде таков. Отдельная самка, отказавшаяся от полового размножения, немедленно приобретает быстро реализующееся (short-term) преимущество. Это означает, что, возникнув, партеногенетическая линия вытесняет вид с половым размножением. Однако по прошествии длительного времени новый партеногенетический вид вследствие неспособности к эволюции должен вымереть. При вымирании партеногенетического вида возникает новый, размножающийся половым способом, и, следовательно, общее число видов поддерживается неизменным. В результате такого процесса в каждый конкретный момент большинство видов размножается половым способом.

Таким образом, при объяснении механизма поддержания полового размножения с помощью группового отбора мы принимаем, что партеногенез обладает быстро реализующимся преимуществом, и утверждаем, что это преимущество с избытком компенсируется медленно реализующимися (long-term) преимуществами, которые дает половое размножение. Обсудим эти два положения.

Рассмотрим прежде всего двукратное преимущество партеногенетического размножения, связанное с тем, что потомство состоит из одних самок. Это положение хотя и до смешного просто, однако столь фундаментально и столь часто понимается неверно, что я повторю здесь рассуждение, впервые приведенное мною ранее (Maynard Smith, 1971b). Предположим, что у вида, размножающегося половым способом и насчитывающего равное число самцов и самок, возникает мутация, в результате которой самки переходят к партеногенетическому размножению и производят лишь подобных себе самок. Число яиц  $k$ , откладываемых одной самкой, обычно не зависит от того, партеногенетически она размножается или нет, а определяется лишь тем, как много пищи она может усвоить сверх того количества, которое необходимо ей для поддержания собственного существования. Аналогичным образом вероятность  $S$  того, что возникшая из яйца особь доживет до размножения, тоже обычно не зависит от характера размножения. При этих предположениях на протяжении жизни одного поколения происходят следующие события:

		Взрос- лые особи $n$		Яйца $kn$		Взрослые особи в следующем поколении $Sk n$
Партеногенез	♀ ♀		→	$kn$	→	$Sk n$
Половое размно- жение	♀ ♀	$N$	→	$\frac{1}{2}kN$	→	$\frac{1}{2}Sk N$
	♂ ♂	$N$	→	$\frac{1}{2}kN$	→	$\frac{1}{2}Sk N$

Следовательно, за одно поколение доля партеногенетических самок возрастает с  $n/(2N+n)$  до  $n/(N+n)$ ; при малом  $n$  это означает удвоение доли партеногенетических самок в каждом поколении.

Некоторая путаница, существующая в этом вопросе, возникла, я думаю, из-за употребления выражения «затраты на мейоз». У видов с изогаметами мейоз не обязательно связан с двукратным расходом клеток, хотя время, уходящее на мейотические деления, и может рассматриваться как «затраты на мейоз». Ген, находящийся в первичном ооците, попадая в полярное тельце, с 50%-ной вероятностью элиминируется, и, следовательно, при подавлении мейоза выход гена в некотором смысле вдвое возрастает. Однако я полагаю, что двукратное преимущество партеногенеза обусловлено в основном отсутствием в потомстве самцов. Некоторые из ситуаций, когда такое преимущество не реализуется, рассмотрены в гл. 4, разд. А.

Обсуждаемое быстро реализующееся преимущество партеногенеза вскользь отмечалось многими авторами, однако не приводило к новой постановке вопроса об эволюции партеногенеза, мне представляющейся естественной, а именно: почему партеногенетические разновидности не вытесняют виды, размножающиеся половым путем? Большинство же авторов продолжает ставить вопрос в форме: почему некоторые партеногенетические разновидности способны существовать продолжительное время? Как мне кажется, такое положение вещей можно объяснить следующим образом. Во-первых, некоторые авторы считают, что двукратное увеличение скорости размножения может быть преимуществом, лишь когда численность популяции растет; недавняя дискуссия по поводу  $r$ - и  $K$ -отборов и их связи с освоением новых экологических ниш отнюдь не способствовала разъяснению этого заблуждения.

Вторая причина, по которой до самого последнего времени двукратное преимущество партеногенеза либо игнорировалось, либо рассматривалось как маловажный фактор, состоит в том, что большинству авторов, писавших на эту тему, казалось, будто преимущества полового размножения при непредсказуемых внешних условиях настолько перевешивают преимущества партеногенеза, что проблема состоит в том, чтобы объяснить, почему партеногенез вообще существует, а не в том, чтобы объяснить, почему он не является повсеместно распространенным явлением. Я надеюсь, что материал гл. 6 отвергнет любые идеи относительно того, что отбор в непредсказуемых внешних условиях с необходимостью или легко обеспечивает преимущества половому размножению. Я, однако, полностью отдаю себе отчет в том, что мой подход к проблеме отбора в непредсказуемых внешних условиях мог привести меня к ошибочным заключениям. Если кто-нибудь считает, что так оно и есть, пусть покажет мне, как следует правильно ставить задачу.

Второе утверждение, которое надлежит обосновать, состоит в том, что половое размножение дает виду медленно реализующиеся преимущества при отборе. Природа и степень этих преимуществ обсуждаются в гл. 2 и 3. Однако наиболее важное положение было высказано независимо еще Фишером (Fisher, 1930) и Меллером (Muller, 1932). Если две благоприятные (полезные) мутации,  $a \rightarrow A$  и  $b \rightarrow B$ , возникают у разных особей, принадлежащих популяции, в которой генетическая рекомбинация отсутствует, то способа, посредством которого обе эти мутации могли бы оказаться в генотипе одного из потомков этих особей, не существует. Особь с генотипом  $AB$  может появиться лишь в том случае, если вторая мутация  $A$  произойдет у одного из потомков исходного мутанта  $B$  (или, наоборот, вторая мутация  $B$  произойдет у потомка мутанта  $A$ ). Если же рекомбинация возможна, то особь  $AB$  может возникнуть в общем потомстве двух исходных мутантов.

Таким образом, соблюдаются два логически принципиальных требования, выполнение которых необходимо для объяснения полового размножения с позиций группового отбора, а именно: существуют генетически изолированные группы (виды, размножающиеся половым путем, и партено-



генетические клоны), существуют свойства, которые вредны для особи, но полезны для группы. Остаются лишь два вопроса: во-первых, удовлетворяет ли гипотеза, основанная на групповом отборе, количественным оценкам, и, во-вторых, подтверждается ли она сравнительными данными.

Вопрос о количественном соответствии формулируется очень просто. Гипотеза группового отбора требует, чтобы при возникновении каждого процветающего партеногенетического клона вымирал размножающийся половым путем вид, породивший его. Так как вымирание вида — событие не повседневное, это требование предполагает, что возникновение партеногенетических видов должно быть столь же редким. Оценить, как часто происходит возникновение таких партеногенетических видов, довольно трудно. Эта проблема обсуждается в гл. 4, разд. Б и В. Для растений и животных ситуации несколько различаются, поскольку у животных в большинстве случаев спонтанный переход к партеногенезу приводит к возникновению особей, генетически гомозиготных, а потому обладающих низкой жизнеспособностью. По крайней мере в отношении животных предположение о том, что жизнеспособные партеногенетические разновидности могут возникать достаточно редко, не является неправдоподобным.

Аргументы другого рода в пользу гипотезы группового отбора приведены в разд. Г и Е гл. 4. В разд. Г в основном показывается, что таксономическое распределение партеногенетических разновидностей подтверждает гипотезу о том, что такие разновидности обречены на быстрое вымирание, вероятно, за счет потери эволюционного потенциала. В разд. Е отмечается, что возникновение процветающей партеногенетической разновидности часто не сопровождается вымиранием размножающегося половым путем вида, породившего ее, поскольку новая разновидность может быть приспособлена лишь к части экологической ниши родительского вида.

Все это, однако, лишь свидетельства в пользу правдоподобности гипотезы группового отбора, но отнюдь не доказательства ее справедливости. На мой взгляд, наиболее веский аргумент эмпирического характера против гипотезы группового отбора был высказан Уильямсом (Williams, 1975); это аргумент в пользу «сбалансированного»



сосуществования полового и партеногенетического способов размножения. Предположим, что популяция состоит из факультативно партеногенетических организмов, которые могут размножаться как половым путем, так и бесполом. В таком случае, если исключение полового размножения дает краткосрочное преимущество, то обязательно найдется генетическая разновидность с полностью подавленным половым размножением. Если же половое размножение продолжает существовать, это означает, что оно тоже обладает какими-то быстро реализующимися преимуществами.

Это весьма убедительный довод. Он обсуждается в гл. 4, разд. Д. Трудность состоит не в самом доказательстве, а в интерпретации эмпирических данных. Имеются некоторые недвусмысленные ситуации, подтверждающие точку зрения Уильямса. Однако, оценивая значение этих данных, важно помнить, что существование популяций, которые представляют собой смесь размножающихся половым путем и облигатно партеногенетических особей, не является аргументом в пользу «балансовой гипотезы», поскольку не исключено, что партеногенетические клоны генетически отличны от части популяции, размножающейся половым путем (и генетически менее разнообразны). Существование видов, у которых особи продуцируют половые и партеногенетические яйца, играющие разные экологические роли (например, перезимовывающие половые и сразу же развивающиеся во взрослых особей бесполое яйца у коловраток; обеспечивающие расселение, возникшие в результате полового процесса семена, с одной стороны, и бесполое луковички-детки—с другой, у лука), тоже не является аргументом в пользу балансовой гипотезы. Возможно, в этих случаях поддержание полового размножения обеспечивается его экологическим значением. Только если бы удалось показать, что есть генетические формы, способные партеногенетически давать в потомстве все экологические типы, это действительно послужило бы аргументом в пользу балансовой гипотезы.

Я уверен, что существует множество данных в пользу указанной гипотезы, с которыми я не знаком, и еще больше данных можно легко собрать, если правильно оценить их отношение к рассматриваемой проблеме. Так, например,

имеются многочисленные материалы о природных популяциях животных, в которых наблюдается устойчивый избыток самок. Но размножаются ли эти популяции факкультативно партеногенетически или они представляют собой смесь особей, размножающихся половым путем, и облигатно партеногенетических особей?

Я не считаю возможным дать окончательный ответ на вопрос о роли группового отбора в поддержании полового размножения. Какую-то роль он, несомненно, играет; свидетельством этому является характер таксономического распределения партеногенетически размножающихся форм; но, как ясно из обзора данных в пользу балансовой гипотезы в гл. 4, разд. Д, это не единственный относящийся к делу фактор. Что бы мы ни думали о роли группового отбора в *поддержании* полового размножения, он не может объяснить *возникновение* полового размножения, как не может объяснить поддержание высокого уровня генетической рекомбинации в популяциях, размножающихся половым путем.

До сих пор мы обсуждали лишь проблему поддержания полового размножения и генетической рекомбинации. Что же можно сказать о происхождении этих процессов? Разумеется, теория эволюции должна анализировать вопросы происхождения адаптаций, а не просто их поддержания уже после того, как они возникли. Это замечание весьма существенно. Одна из наиболее важных вещей, которые я понял, работая над данной книгой, заключается в том, что на мои воззрения в этой области большое влияние оказывало пристрастие, которое я, как и большинство биологов-популяционистов, питал к равновесным ситуациям.

Однако фактически здесь нет никакого противоречия. Процесс рекомбинации возник, вероятно, около 3 млрд. лет тому назад, а половое размножение у эукариот — примерно 1 млрд. лет назад. Каждое из указанных явлений могло быть результатом уникальной последовательности событий, и нам остается лишь строить различные гипотезы по поводу того, как именно все это происходило; проверить же справедливость этих гипотез мы не в состоянии. Напротив, отбор, поддерживающий существование полового размножения и рекомбинационного процесса, должен действовать и сегодня. Нам необходимо концентрировать наше внимание



скорее не на вопросах происхождения; а на вопросах поддержания полового размножения и рекомбинационного процесса, поскольку лишь здесь мы можем надеяться проверить адекватность наших гипотез, хотя, конечно, что-то должно быть сказано и о механизмах происхождения упомянутых процессов.

Несмотря на то что вымирание групп (видов, клонов) может устранять отдельные мутации, оно не способно свести воедино набор различных адаптаций, ответственных за возникновение полового размножения. Задолго до того, как половое размножение возникло у эукариот, прокариоты приобрели способность к генетической рекомбинации, т. е. гомологичные цепи ДНК могли ассоциировать, рваться и снова воссоединяться. Представляется очевидным, что исходной функцией такого процесса было не создание эволюционно новых структур и функций, а репарация повреждений. Это положение обсуждается ниже (гл. 3).

У прокариот проблема сведения в одну клетку ДНК родительских клеток решается множеством различных способов. Однако с возникновением эукариотических клеток задача должна была решаться заново. Вопрос о происхождении мейоза, сингамии и гапло-диплоидного клеточного цикла остается одним из самых трудных в эволюционной теории. Наилучшая схема, какую я могу предложить, изображена на рис. 1. Принимая в качестве исходной популяцию гаплоидных одноклеточных организмов, можно представить себе следующую последовательность основных этапов эволюционного процесса и действующих на них факторов отбора. На первой стадии гаплоидные клетки, попарно сливаясь, образуют гетерокариотические клетки с двумя гаплоидными ядрами, происходящими от разных родительских клеток. Селективное преимущество такого слияния может быть аналогичным преимуществам, известным под названием «гибридной силы»; в частности, в результате комплементации может компенсироваться ущерб, причиняемый вредными генами. Как и при рекомбинации, первая стадия процесса должна не создавать нечто новое, а компенсировать возможный ущерб.

Для того чтобы из гетерокариотической клетки возникла диплоидная, требуется лишь, чтобы в митозе использовалось одно веретено для обоих ядер. Такой механизм



обладает явным преимуществом, поскольку в каждую дочернюю клетку заведомо попадает по одному набору хромосом от каждого из двух ядер родительской клетки, и при этом сохраняется преимущество, связанное с «гибридной силой». Если же при делении используются два веретена, то всегда существует опасность, что в результате митоза возникнут две диплоидные «гомозиготные» клетки.

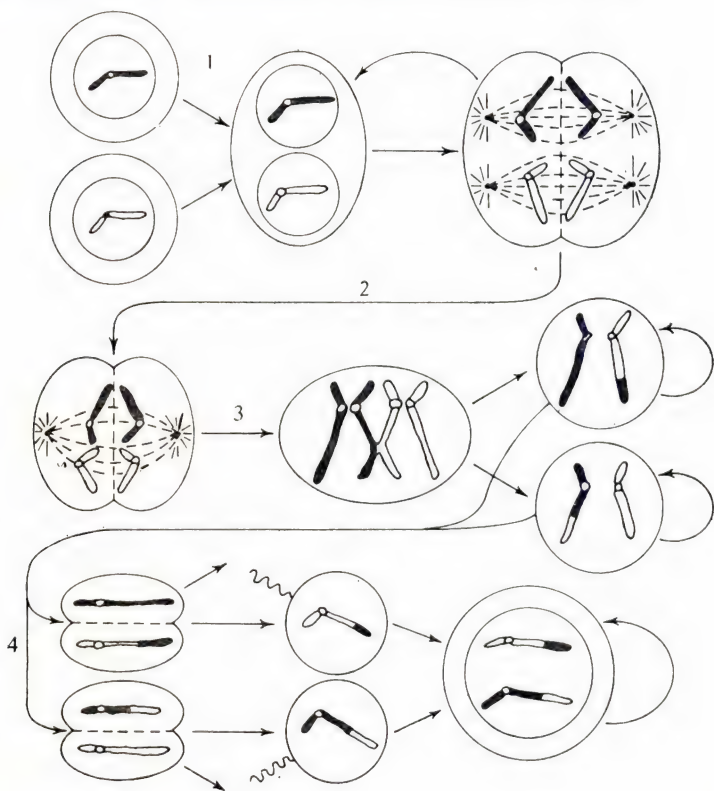


Рис. 1. Возникновение полового размножения. 1. Слияние гаплоидных клеток и образование гетерокариона. 2. Возникновение из гетерокариона диплоидных клеток. 3. Образование хиазм в процессе митоза («соматический кроссинговер») приводит к возникновению изменчивости в рамках клона. 4. Редукция числа хромосом и слияние гамет поддерживают гетерозиготность.

Итак, пока все ясно. Однако почему уже после того, как возникли успешно делящиеся диплоидные клетки, наблюдается слияние гомологических хромосом, образование хиазм, редукционное деление и последующая сингамия? Можно представить себе, за счет чего возникает селективное преимущество образования пар гомологичных хромосом на стадии четырех хроматид, сопровождающееся образованием хиазм (соответствующие гены уже должны существовать) между несестринскими хроматидами. Следствием такого «соматического кроссинговера» будет возникновение новых генетических вариантов в рамках клона. Однако соматический кроссинговер создает новые генетические варианты за счет генетической гомозиготности. На этом этапе последнее редукционное деление, сопровождающееся сингамией, может быть выгодно, поскольку оно снова восстанавливает утраченную генетическую гетерозиготность.

Вопрос о том, почему при наличии гапло-диплоидного цикла у высших животных и растений большая часть цикла приходится, как правило, на диплоидную фазу, остается открытым. Существует две возможности: во-первых, диплоидия может препятствовать проявлению вредных эффектов соматических мутаций, и, во-вторых, она может каким-то образом способствовать осуществлению сложных процессов клеточной дифференциации. Однако оба этих предположения — не более чем спекуляция.

Я ни в коей мере не собираюсь настаивать на таком объяснении происхождения полового размножения. Не говоря уж о других недостатках, оно представляет собой замкнутый круг: сначала генетическая изменчивость приносится в жертву гибридной силе; затем генетическая изменчивость предполагается предпочтительнее гибридной силы; и, наконец, в результате редукционного деления и возникновения сингамии снова обретается гибридная сила. Такая гипотеза противоречит также ортодоксальной точке зрения, согласно которой у размножавшихся половым путем примитивных эукариот основная часть жизненного цикла приходилась на гаплоидную фазу. Однако она может по меньшей мере стимулировать появление других, более совершенных гипотез.

Более существенной, чем невозможность объяснить на основе группового отбора происхождение пола, представля-

ется невозможность объяснить с его помощью поддержание процесса генетической рекомбинации. Все имеющиеся в нашем распоряжении данные, обзор которых приведен в гл. 5, разд. А, свидетельствуют о том, что существует внутрипопуляционная генетическая изменчивость по частоте рекомбинаций и локализации хиазм. Если бы быстрое снижение частоты кроссинговера или его полное прекращение было выгодно, то можно было бы сказать, что генетическая изменчивость, на фоне которой мог бы действовать естественный отбор, уже существует. Правда, отсутствие рекомбинаций не дает двукратного преимущества, сравнимого с преимуществом партеногенетического размножения, однако почти наверняка рекомбинации приносят некоторый вред. Теоретические причины этого явления рассматриваются в гл. 5, разд. Б, а некоторые данные, подтверждающие эту теорию, — в разд. В той же главы. Фактически и теория, и эксперимент свидетельствуют в пользу того, что с точки зрения отбора невыгодно разрушать рекомбинациями коадаптированные генотипы благополучно выживших особей.

Таким образом, аргументы Уильямса (Williams, 1975) в пользу балансовой теории оказываются приложимыми к проблеме поддержания процесса рекомбинации, несмотря на те трудности, с которыми сталкивается указанная теория при объяснении поддержания полового размножения. Следовательно, если не становиться на ту точку зрения, что хиазма играет механическую роль в процессе мейоза — а такую точку зрения трудно принять, поскольку в мейозе самцов *Diptera* хиазмы отсутствуют, — то мы должны отыскать некое быстро реализующееся преимущество рекомбинаций, уравнивающее их вредный эффект.

Исследование таких быстро реализующихся преимуществ проведено в гл. 6 и 7, представляющих собой ядро книги. Существует три основных типа моделей: «непредсказуемые внешние условия», «конкуренция сибсов» и «эффект Хилла—Робертсона», т. е. эффект случайно возникающей неравновесности по сцеплению. Фелсенштейн и Иокояма (Felsenstein, Yokoyama, 1976) сводят эти три типа к двум, рассматривая конкуренцию сибсов как частный случай эффекта Хилла—Робертсона.

Каждый из трех типов моделей сталкивается со своими



трудностями. Если мой анализ правилен, то непредсказуемые внешние условия благоприятствуют росту частоты рекомбинаций лишь при некотором специальном и, с моей точки зрения, маловероятном типе непредсказуемости. Конкуренция сибсов, которую я считаю наиболее важной новой особенностью моделей, предложенных Уильямсом (Williams, 1975), может благоприятствовать повышению частоты рекомбинаций при более правдоподобном типе непредсказуемости внешних условий. Основная трудность заключается в следующем: как только мы допускаем, что аллели в нескольких различных локусах могут определять приспособленность к данному свойству окружающей среды, направление отбора в модели меняется на обратное и отбор способствует более сильному сцеплению.

Эффект Хилла—Робертсона достаточно универсален для того, чтобы быть тем самым механизмом, который мы ищем. Он может проявляться в двух формах.

1. «Эффект попутного транспорта» (гл. 7), при котором рекомбинации способствуют закреплению в популяции новых выгодных аллелей.

2. «Храповик Меллера» (гл. 2 и гл. 7, разд. В), при котором рекомбинации способствуют элиминации вредных аллелей.

Можно показать, что в обоих случаях существует отбор в пользу повышения частоты рекомбинаций, результаты которого сказываются через малое число поколений.

Боюсь, читатель сочтет эти модели неудовлетворительными и необоснованными, однако это лучшее, чем мы располагаем.

Вопросы, обсуждаемые в гл. 8—10, носят вспомогательный по отношению к основной теме книги характер. В этих главах, принимая как данное, что половое размножение существует, я рассматриваю факторы отбора, ответственные за различные его разновидности. Наконец, в гл. 11 ставится новая проблема: эволюция частоты мутаций. Большая часть книги посвящена эволюции генов, определяющих частоту рекомбинации между другими генами, тема же последней главы — эволюция генов, определяющих точность снятия копий с других генов.



## НЕКОТОРЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ И РЕКОМБИНАЦИЙ: I. СКОРОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ

### ПРЕАМБУЛА

Значительная часть доводов в пользу поддержания полового размножения с помощью группового отбора сводится к тому, что популяции с половым размножением и рекомбинациями могут эволюционировать быстрее, чем в отсутствие таковых. В этой главе я рассмотрю, насколько и в чем именно справедливы эти доводы. Ответы на указанные вопросы важны безотносительно к тому, справедлива или нет сама идея поддержания полового размножения посредством группового отбора.

Когда направление отбора в размножающихся половым способом популяциях резко меняется (например, при одомашнивании, в лабораторных экспериментах или при резком изменении природных условий), генетическая структура популяции обычно претерпевает быстрые и адаптивные изменения. Если направленный отбор по некоторому фенотипическому признаку поддерживается в лаборатории на протяжении ряда поколений, адаптивная реакция популяции замедляется и затем прекращается. Классический пример такого рода приведен на рис. 2. После того как достигается плато, исчезает сколько-нибудь значительная аддитивная генетическая дисперсия подвергаемого отбору признака, хотя неаддитивная генетическая дисперсия может оставаться значительной (Clayton, Robertson, 1957). Дальнейший прогресс возможен лишь при появлении новых мутаций или при высвобождении резервов генетической изменчивости за счет рекомбинаций. Последнее реализуется в результате того, что в подвергшейся интенсивному отбору сравнительно небольшой популяции могут сохраниться по двум сцепленным локусам лишь хромосомы  $++$  и  $--$ .

Масштаб и скорость реакции популяции на отбор определяются природой генетической изменчивости в исход-

ной популяции. Как бы то ни было, достичь средней скорости изменения некоего метрического признака, превышающей 1% от его среднего значения за поколение, на протяжении 20—30 поколений зачастую оказывается вполне возможным. Такая скорость изменения признаков существенно отличается от скорости изменения метрических признаков в процессе эволюции. Так, например, на протяжении большей части третичного периода скорость изменения формы коренных зубов у лошадей (отношения высоты к ширине) составляла менее 1% за 1 млн. лет, достигнув 5% за 1 млн. лет лишь в период быстрой эволюции в миоцене, что было связано с переходом от питания побегами кустарников к питанию травой.



Рис. 2. Некоторые результаты экспериментов Мазера и Харрисона (Mather, Harrison, 1949), в которых среднее число абдоминальных щетинок у мух исходной популяции было равно 36, после чего производился отбор линий с повышенным (I) и пониженным (II) числом щетинок. Пунктирные кривые соответствуют популяциям, в которых отбор был снят. Буквой D обозначены популяции, вымершие из-за бесплодия.

Существует, разумеется, множество причин тому, что скорости изменения признаков в процессе эволюции и в условиях лабораторных селекционных экспериментов различаются по меньшей мере на 5 порядков. В природе отбору одновременно подвергаются сразу несколько фенотипических признаков. Общая интенсивность отбора при одомашнивании часто может быть выше из-за уменьшения

вероятности случайной гибели особей. В природе отбор иногда на некоторое время прекращается или меняет направление. Однако, как мне кажется, самая главная причина отмеченного различия заключается в том, что реакция на искусственный отбор определяется уже существующей генетической изменчивостью, а эта изменчивость, или по меньшей мере ее аддитивная компонента, быстро исчерпывается, тогда как в процессе эволюции на протяжении длительных промежутков времени должно иметь место равновесие между исчерпанием изменчивости под действием направленного отбора и ее возобновлением за счет мутаций.

Природа равновесия между отбором и мутациями обсуждается ниже (стр. 45—50). Сейчас, однако, нам важно то, что, сопоставляя скорости эволюционных изменений, мы должны делать различия между реакциями, основанными на заранее существующей генетической изменчивости, и реакциями, основанными на генетической изменчивости, возникающей в процессе мутаций, когда отбор уже действует. Фактически можно рассмотреть три модельные ситуации.

А. Реакция на отбор, основанная на ранее существующей генетической изменчивости.

Б. Реакция на резкое изменение внешних условий, основанная на вновь возникающих мутациях.

В. Непрерывные эволюционные изменения.

#### А. РЕАКЦИЯ НА ОТБОР, ОСНОВАННАЯ НА РАНЕЕ СУЩЕСТВУЮЩЕЙ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Предположим, что в некоторый момент  $t = 0$  происходит резкое изменение внешних условий и соответственно относительной приспособленности генотипов. Сравним теперь скорости реакции популяций с половым и бесполом размножением. Тот же самый анализ будет справедлив и для популяций, размножающихся половым способом, но с наличием или отсутствием рекомбинаций между локусами, затрагиваемыми отбором.

Ясно, что размножающаяся половым способом популяция, которая содержит различные генотипы, будет реагировать на отбор, тогда как клон генетически тождественных бесполой особей — не будет. Таким образом, имеет смысл



сравнивать реакцию популяции, размножающейся половым путем, и популяции, состоящей из ряда генетически различных бесполовых клонов. Для простоты я буду рассматривать гаплоидные популяции, однако получаемые при этом выводы качественно останутся справедливыми и для диплоидов.

Если различия в приспособленностях затрагивают лишь аллели одного локуса, никакой разницы между скоростями реакции популяций, размножающихся половым путем и бесполом, не будет. Как заметил Фишер (Fisher, 1930), «половое размножение никогда не сможет возникнуть лишь у живых существ, генетическая структура которых включает (если только это в принципе возможно) один-единственный ген».

Таким образом, простейшая модель явления должна рассматривать два локуса с двумя аллелями в каждом, например:

Генотип	$ab$	$Ab$	$aB$	$AB$
Приспособленность	1	$V$	$W$	$kVW$
Частота	$p_{ab}$	$p_{Ab}$	$p_{aB}$	$p_{AB}$

Рассмотрим бесполоую популяцию с непересекающимися поколениями. Обозначим частоту клона  $ab$  в исходном поколении символом  $p_{ab}$ , а частоту в следующем поколении —  $p'_{ab}$ . Тогда

$$\begin{aligned} p'_{ab} &= p_{ab}/T, \\ p'_{Ab} &= p_{Ab}V/T, \\ p'_{aB} &= p_{aB}W/T, \\ p'_{AB} &= p_{AB}kVW/T, \end{aligned} \quad (2.1)$$

где

$$T = p_{ab} + p_{Ab}V + p_{aB}W + p_{AB}kVW.$$

Рассмотрим сначала случай, когда приспособленности мультипликативны, т. е.  $k = 1$ . Этого следует ожидать, если отбор действует на оба локуса независимо, например если он действует на гены  $A$  и  $B$  на разных стадиях жизненного цикла.

Предположим, что в исходном поколении частоты генотипов «равновесны по сцеплению», т. е. аллели одного

локуса распределены по хромосомам независимо от аллелей другого локуса, так что  $p_{ab} \times p_{AB} = p_{Ab} \times p_{aB}$ . Тогда, если  $k=1$ , из равенств (2.1) прямо следует, что  $p'_{ab} \times p'_{AB} = p'_{Ab} \times p'_{aB}$ . Это означает, что и в следующем поколении частоты генотипов остаются равновесными по сцеплению, а следовательно, они остаются таковыми сколь угодно долго.

Этот вывод получен для бесполой популяции. Единственный же результат, к которому могут привести половое размножение и свободная рекомбинация, заключается в приближении частот генотипов к равновесным по сцеплению значениям. Так, при свободной рекомбинации «неравновесность по сцеплению»  $D = p_{ab} \times p_{AB} - p_{Ab} \times p_{aB}$  вдвое уменьшается в каждом поколении. Если же  $D$  исходно было равно нулю, то бесполое и размножающаяся половым путем популяции ведут себя одинаково.

Таким образом, мы доказали, что при мультипликативной приспособленности и генотипических частотах, исходно равновесных по сцеплению, половое размножение и рекомбинация не приводят к различию в скорости эволюции (Maynard Smith, 1968a). Этот вывод остается справедливым и при множественном аллелизме, и для случая произвольного числа локусов.

Если мы откажемся от предположения о мультипликативности приспособленностей, это может привести к преимуществу как полового, так и бесполового размножения (Eshel, Feldman, 1970). Так, если  $V, W > 1$ , то эволюция пойдет в направлении  $ab \rightarrow AB$ . Тогда, если  $k > 1$ , быстрее будут эволюционировать бесполое популяции (если скорость эволюции определяется по скорости увеличения частоты оптимального генотипа  $AB$ ); если же  $k < 1$ , быстрее будут эволюционировать популяции, размножающиеся половым путем. Интуитивно эти результаты ясны. Так, при  $k > 1$  частота генотипа  $AB$  быстрее возрастает в отсутствие рекомбинаций, а рекомбинации приводят к тому, что этот генотип чаще расщепляется, чем воссоздается. Некоторые эволюционные процессы, происходящие в бесполой популяциях, в популяциях с половым размножением невозможны. Так, например, если  $V, W < 1$ , но  $kVW > 1$ , то эволюционная замена  $ab \rightarrow AB$  может происходить лишь в отсутствие полового размножения (или в малых популяциях с

половым размножением вследствие случайных процессов — так называемого дрейфа генов).

Для того чтобы понять общеэволюционное преимущество, сопряженное с половым размножением, мы должны рассмотреть некоторую предпосылку, относящуюся к равновесию по сцеплению. Рассмотрим снова случай, когда наиболее приспособленным является генотип  $AB$ . Ясно, что если вначале частота  $p_{AB}$  больше той, которую следовало ожидать исходя из частот генов  $A$  и  $B$ , то рекомбинации будут замедлять эволюцию, тогда как, если исходно значение  $p_{AB}$  ниже ожидаемого, рекомбинации будут ее ускорять (Karlin, 1973). Существуют ли причины общего характера, по которым мы могли бы считать, что частота  $p_{AB}$  должна быть ниже той, которую следовало бы ожидать, исходя из предположения равновесности по сцеплению? Одна такая причина была мною рассмотрена ранее (Maynard Smith, 1968a). Часто популяция оказывается в новых условиях не потому, что условия локально изменяются в каком-то конкретном месте, а потому, что популяция заселяет новый район. Предположим, что в новом районе оптимальным является генотип  $AB$ , а колонизация района происходит с двух сторон одновременно, причем в одном из источников иммиграции оптимальным является генотип  $Ab$ , а в другом —  $aB$ . Тогда новая популяция будет состоять главным образом из особей с генотипами  $Ab$  и  $aB$  и рекомбинации будут сильно ускорять эволюцию.

Вторая, возможно более фундаментальная, причина была предложена в работе Фелсенштейна (Felsenstein, 1974). Реальные популяции не бесконечны, а имеют ограниченную численность. Конечность численности популяций в силу случайных причин должна приводить к возникновению неравновесности по сцеплению. Значение этого факта мы обсудим сначала на примере рассматриваемой в этом разделе двулокусной модели; в гл. 7 анализируется более общая роль указанного явления.

Рассмотрим бесконечную бесполоую популяцию. Предположим, что непосредственно перед изменением внешних условий в момент времени  $t = 0$  генотипы  $Ab$ ,  $aB$  и  $AB$  были редкими, а их приспособленности составляли  $1 - s_A$ ,  $1 - s_B$  и  $(1 - s_A)(1 - s_B)$  соответственно. Пусть частота мутаций  $a \rightarrow A$  есть  $\mu_A$ , а частота мутаций  $b \rightarrow B$  —  $\mu_B$ , где



$\mu_A \ll s_A$  и  $\mu_B \ll s_B$ . Тогда при равновесии между мутациями и отбором частоты генов  $A$  и  $B$  будут равны  $\mu_A/s_A$  и  $\mu_B/s_B$  соответственно, а равновесные по сцеплению частоты генотипов —

$$\begin{array}{cccc} ab & Ab & aB & AB \\ \left(1 - \frac{\mu_A}{s_A}\right)\left(1 - \frac{\mu_B}{s_B}\right); & \frac{\mu_A}{s_A}\left(1 - \frac{\mu_B}{s_B}\right); & \left(1 - \frac{\mu_A}{s_A}\right)\frac{\mu_B}{s_B}; & \frac{\mu_A}{s_A}\frac{\mu_B}{s_B}. \end{array}$$

Таким образом, в бесконечной популяции без рекомбинаций в предположении, что приспособленности мультипликативны, частоты генотипов достигают равновесных по сцеплению значений под действием лишь мутаций и отбора. Как же обстоит дело в конечной популяции? Ясно, что математические ожидания частот генотипов будут равны частотам, равновесным по сцеплению. Однако математическое ожидание частоты генотипа  $AB$  по порядку величины равно квадрату частоты мутаций, т. е. в большинстве конечных популяций генотип  $AB$  будет отсутствовать. В результате в большинстве конечных популяций реализуется такая неравновесность по сцеплению, при которой рекомбинации будут создавать преимущество. Если же отбор (после изменения внешних условий) действует в пользу увеличения частот генотипов  $Ab$  и  $aB$ , то в популяции с половым размножением в результате рекомбинаций будут возникать генотипы  $AB$ , тогда как в бесполой популяции особи с таким генотипом смогут появиться лишь в результате мутаций.

По мере увеличения числа локусов, затрагиваемых отбором, роль неравновесности по сцеплению, возникающей за счет конечности численности популяций, возрастает. В случае многих локусов некоторые генотипы будут заведомо отсутствовать, даже если частоты соответствующих аллелей не очень малы.

Итак, рекомбинации могут ускорять эволюцию, если исходная популяция неравновесна по сцеплению. В бесполой популяции неравновесность по сцеплению, по-видимому, может возникать из-за пространственной гетерогенности внешних условий, а также вследствие случайных причин в популяциях конечной численности.

Б. РЕАКЦИЯ НА РЕЗКОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ,  
ОСНОВАННАЯ НА ВНОВЬ ВОЗНИКАЮЩИХ МУТАЦИЯХ

Предположим, что в момент времени  $t = 0$  внешние условия резко изменяются таким образом, что в  $L$  различных локусах соответствующие аллели, например  $a$ ,  $b$ ,  $c$  и т. д., перестают быть оптимальными. В отличие от предположения, сделанного в предыдущем разделе, будем теперь считать, что аллели, оптимальные в новых условиях, например  $A$ ,  $B$ ,  $C$  и т. д., в исходной популяции отсутствовали. Спрашивается: насколько быстрее адаптируется к новым условиям популяция, размножающаяся половым путем, чем бесполовая популяция (например, насколько быстрее будет достигнута средняя частота благоприятных аллелей, равная 95%)?

Этот вопрос проанализирован автором данной книги (Maynard Smith, 1971a) с использованием аналитических методов в сочетании с техникой численного эксперимента. Полученный результат можно вкратце сформулировать так. В малых популяциях половое размножение не дает преимуществ; в случае больших популяций (грубо говоря, при  $N > 1/\mu$ , где  $N$  — численность популяции, а  $\mu$  — частота мутаций) бесполое популяции тратят на достижение того же уровня адаптации примерно в  $L$  раз больше времени. Эти данные находятся в соответствии с заключением Фишера (Fisher, 1930), гласящим: «Сравнительная скорость прогресса в бесполой группе и группах, размножающихся половым путем, в исходный момент времени находящихся в одном и том же месте и одинаково приспособленных к этому месту, зависит, следовательно, от числа различных локусов, гены в которых могут свободно рекомбинировать между собой в генотипах видов, размножающихся половым путем». Правда, Фишер ничего не говорил о роли численности популяции и, что характерно, не объяснил, каким путем он пришел к такому заключению.

Этот вывод интуитивно понятен (рис. 3). Рассмотрим сначала гаплоидную популяцию численностью  $N$ , размножающуюся половым путем. За  $g$  поколений в популяции возникнет  $A = Ng\mu$  мутантов, из которых доля сохранившихся в популяции составит примерно  $2s$ , где  $s$  — интенсивность отбора в расчете на один локус, тогда как

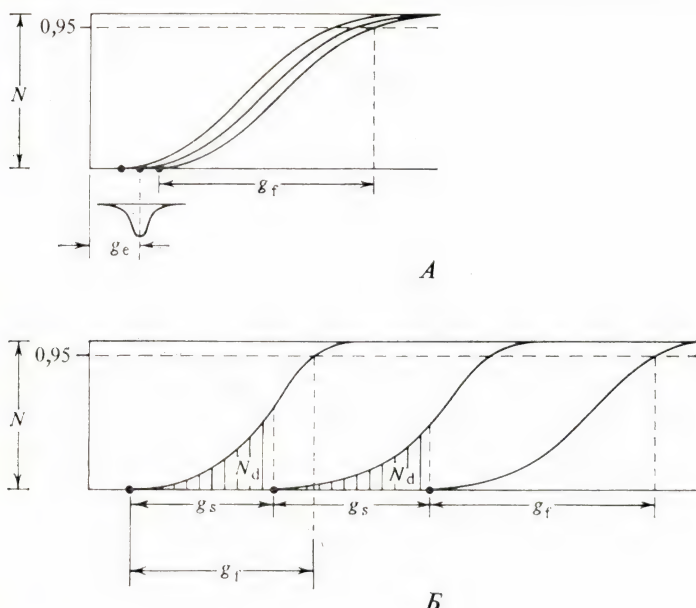


Рис. 3. Фиксация  $L$  благоприятных мутаций ( $L=3$ ) в популяциях, размножающихся половым (А) и бесполом (Б) путем в случае, когда численность популяции велика. Остальные обозначения см. в тексте.

остальные будут элиминированы по каким-то случайным причинам (Moran, 1962). Таким образом, если  $g_e$  — это число поколений, по прошествии которых мутант А закрепляется в популяции, то  $N g_e \mu \times 2s = 1$ , или

$$g_e = 1/2N\mu s. \quad (2.2)$$

Если  $N$  велико (рис. 3, А), то  $g_e$  мало по сравнению с  $g_f$  [числом поколений от момента закрепления в популяции мутанта с благоприятной мутацией («благоприятного» мутанта) до момента, когда его частота становится равной 0,95]. Так как в популяции, размножающейся половым путем, частота каждого „благоприятного” мутанта возрастает более или менее независимо от других мутантов, время, необходимое для того, чтобы мутанты по всем  $L$



локусам достигли частоты 0,95, также составляет примерно  $g_f$  поколений.

Рассмотрим теперь большую бесполою популяцию (рис. 3, Б). После того как первый „благоприятный” мутант, скажем  $A$ , закрепился, второй такой мутант сможет внести свой вклад в приспособленность популяции, лишь если он является непосредственным потомком  $A$ . Математическое ожидание времени  $g_s$ , например, между закреплением первого „благоприятного” мутанта и второго из числа прямых потомков первого должно быть таким, что  $N_d \mu (L-1) \times 2s = 1$ , где  $N_d$  — суммарное число всех прямых потомков исходного мутанта  $A$ . Если  $L$  не очень велико, то велико должно быть  $N_d$  и соответственно  $g_s$ . В действительности  $g_s$  может быть не таким большим, как  $g_f$  (время достижения 95%-ной частоты), но все же оно не должно быть много меньше этой величины, поскольку большая часть времени, уходящего на достижение 95%-ной частоты, приходится на время, когда частота гена все еще остается небольшой. Из этого следует, что время, необходимое для того, чтобы в бесполой популяции средняя частота всех „благоприятных” генов достигла 0,95, составляет примерно  $Lg_f$ , т. е. в  $L$  раз больше, чем для популяции, размножающейся половым путем. Поскольку  $g_s < g_f$ , преимущество полового размножения при такой оценке несколько завышено. Но нас интересуют лишь приближенные оценки.

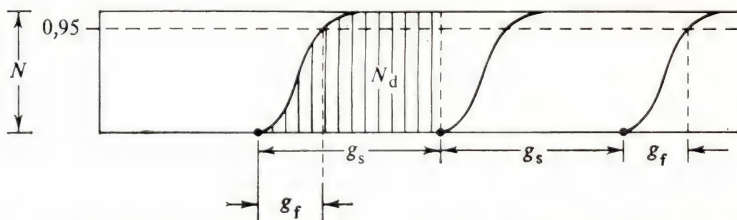


Рис. 4. Фиксация  $L$  благоприятных мутаций ( $L = 3$ ) в малой бесполой популяции. Каждая благоприятная мутация достигает фиксации до того, как появляется следующая. Остальные обозначения см. в тексте.

Рассмотрим теперь малую популяцию, у которой  $g_f \ll g_s$  (рис. 4). В этом случае каждый „благоприятный” мутант фиксируется (т. е. достигает 100%-ной частоты) еще

до появления следующего. В каждый момент времени особи в популяции различаются лишь по одному аллелю, и потому наличие или отсутствие рекомбинаций никак не может влиять на скорость эволюции. Это утверждение принадлежит Меллеру (Muller, 1932) и является общепринятым. Оно подвергалось сомнению лишь в работе Бодмера (Bodmer, 1970), но дело в том, что Бодмер отвечал на иной вопрос, а именно: дано, что в популяции присутствуют два редких „благоприятных” гена; сколько времени пройдет до того момента, когда некоторая особь окажется обладателем обоих „благоприятных” генов?

#### В. ПОСТЕПЕННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ

Предположим теперь, что внешние условия изменяются постепенно и популяция отвечает на них постепенными генетическими изменениями. Как сравнить в такой ситуации бесполое популяции и популяции, размножающиеся половым путем? Первая серьезная попытка количественно ответить на этот вопрос была предпринята в работе Кроу и Кимуры (Crow, Kimura, 1965). Ответ их весьма поучителен, хотя, я полагаю, неверен. Сначала авторы рассматривают реакцию бесполой популяции (рис. 5, *вверху*). Пусть  $N$  — численность популяции,  $U$  — частота возникновения благоприятных мутаций за одно поколение на геном,  $s$  — селективное преимущество „благоприятных” мутантов. Тогда мерой скорости эволюции может быть величина  $G$ , представляющая собой математическое ожидание числа поколений между закреплением в популяции одного «благоприятного» мутанта, скажем  $A$ , и моментом закрепления в популяции следующего „благоприятного” мутанта, скажем  $B$ , из числа прямых потомков мутанта  $A$ .

Величину  $G$  можно рассчитать, воспользовавшись тем, что математическое ожидание  $N_G$  числа потомков  $A$ , которые возникли до закрепления в популяции мутанта  $B$ , оценивается из равенства  $N_G U = 1$ . [Строго говоря, при этом упускается из виду тот факт, что закрепляются не только „благоприятные” мутанты. Частично это учтено в работе Кимуры и Оты (Kimura, Ohta, 1971), но поскольку основной момент, по которому я возражаю против модели

Кроу и Кимуры, состоит не в этом, я здесь не буду больше обсуждать данное обстоятельство; модель, полностью скорректированная с учетом указанного эффекта, рассмотрена в работе Maynard Smith, 1971a.]

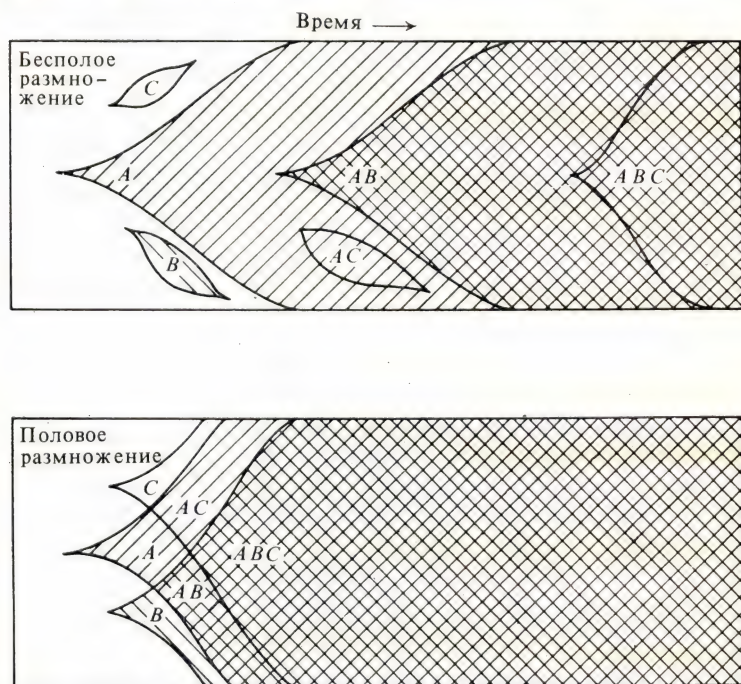


Рис. 5. Эволюция в популяциях, размножающихся половым и бесполом путем (Crow, Kimura, 1965, по Muller, 1932)

Если  $N_G U = 1$ , то можно показать, что  $G \simeq \lg (N/s)$ . Следовательно, скорость эволюции в бесполой популяции можно оценить, исходя из того, что каждая новая благоприятная мутация в среднем закрепляется в популяции один раз в  $G$  поколений.

Рассмотрим теперь популяции, размножающиеся половым путем. Не будет большим преувеличением сказать, что каждая возникшая (и избежавшая немедленной случайной элиминации) благоприятная мутация может закрепиться



(рис. 5, внизу). Через  $G$  поколений математическое ожидание числа новых „благоприятных” мутантов составит  $NGU = NU \lg(N/s)$ . Таким образом, в то время как в бесполой популяции прибавляется один новый мутант, в популяции, размножающейся половым путем, будет  $1 + NU \lg(N/s)$  новых мутантов. Следовательно, преимущество полового размножения будет максимальным в больших популяциях, когда суммарная скорость появления благоприятных мутаций велика, а селективное преимущество каждого мутанта мало.

Это рассуждение справедливо, лишь когда все „благоприятные” мутанты отличны друг от друга. В предельном случае модель Кроу и Кимуры означает, что для бесконечных популяций скорость эволюции в популяции, размножающейся половым путем, бесконечно больше скорости эволюции в бесполой популяции. Ясно, что этого не может быть. Ошибка кроется в следующем: число „благоприятных” мутантов, появляющихся через  $G$  поколений, действительно равно  $NGU$ , однако, если это число велико, многие из мутантов тождественны.

Следовательно, полученная выше оценка для преимущества полового размножения над бесполом завышена. К сожалению, обнаружить ошибку легче, чем ее исправить. Я полагаю, что следует рассмотреть проблему под несколько иным углом зрения. Вопрос, которым мы в действительности интересуемся, состоит в следующем: способна ли популяция выжить в изменяющихся внешних условиях? Если условия меняются достаточно сильно и быстро, то популяция обречена на вымирание безотносительно к генетическому механизму размножения; это явление можно назвать термином «ускользание экологической ниши» (гл. 4, разд. Г). Однако возможны ситуации, в которых популяции с генетической рекомбинацией могут «угнаться» за изменением внешних условий и выжить, тогда как бесполое популяции на это неспособны. Таким образом, наш вопрос принимает следующий вид: сколь быстро могут изменяться внешние условия, чтобы при этом все же не происходило вымирание популяции?

Такая постановка вопроса подразумевает, что за данное время популяция способна адаптироваться. Однако, поскольку условия непрерывно меняются, ни в какой момент

времени популяция не является полностью приспособленной. Мы можем выразить это аналитически, определив среднюю приспособленность популяции в данный момент как  $\bar{W}$ , а приспособленность, которую популяция может достичь, если условия зафиксированы на все то время, пока популяция будет к ним приспосабливаться, как  $W_{\max}$ . Таким образом,  $\bar{W}$  — это средняя приспособленность популяции в данный момент времени, а  $W_{\max}$  — это приспособленность особи, все аллели которой наиболее приспособлены к внешним условиям данного момента вне зависимости от того, существуют уже такие «оптимальные» особи в популяции или нет.

Тогда величина  $\lg(W_{\max} / \bar{W})$  будет мерой интенсивности направленного отбора, действующего на популяцию. Если внешние условия остаются постоянными, то интенсивность отбора со временем падает до нуля. Аналогично величина  $(W_{\max} - \bar{W})/W_{\max}$  является мерой «генетического груза», возникающего вследствие того, что популяция не вполне приспособлена к окружающим внешним условиям. Я назвал эту величину «грузом запаздывания» (Maynard Smith, 1976b). [Рассуждение, в принципе сходное с изложенным здесь и основанным на понятии «груза запаздывания», было проведено Фелсенстейном (Felsenstein, 1971); если оно представляет какую-либо ценность при рассмотрении процесса эволюции, то эта заслуга принадлежит ему, а не мне.]

Понятие генетического груза запаздывания отличается от более часто используемого понятия «груза замещения», или «субституционного» генетического груза, определением величины  $W_{\max}$ . Если понятие груза замещения при определении  $W_{\max}$  учитывает лишь благоприятные мутации, уже присутствующие в популяции, то при определении груза запаздывания во внимание принимаются не только реально присутствующие, но и потенциально возможные мутации. Использование понятия груза запаздывания обладает рядом преимуществ. Во-первых, отпадает явно абсурдное представление о том, что генетический груз замещения возрастает по мере появления в популяции новых благоприятных мутаций; груз запаздывания не изменяется при появлении новой благоприятной мутации у отдельно взятой особи и уменьшается, когда такой мутант фиксируется в популяции. Второе преимущество состоит в том, что

понятие генетического груза запаздывания позволяет оценить степень неприспособленности популяции к условиям данного момента.

Третье преимущество понятия груза запаздывания выявляется при попытке сопоставить скорости эволюции в популяциях с различными генетическими механизмами. Мы можем представить себе эволюционные изменения, происходящие в популяции, как что-то вроде «ошибки в управлении» в кибернетическом смысле. Изменяясь генетически, популяция как бы отслеживает изменение внешних условий. В любой момент времени «ошибка» характеризуется величиной груза запаздывания, и скорость эволюции возрастает с ростом этого груза. Чем быстрее изменяются внешние условия, тем больше груз запаздывания и тем быстрее происходят генетические изменения в популяции. Если же, однако, груз запаздывания становится слишком велик, то популяция вымирает. Пусть имеется некая максимальная величина груза запаздывания, при которой популяция еще выживает, равная  $L_{crit}$ . Тогда наш вопрос относительно скорости эволюции может быть сформулирован следующим образом: насколько быстрее изменяется популяция, размножающаяся половым путем, по сравнению с бесполой при фиксированном значении  $L_{crit}$ ?

На этот вопрос ответить нелегко. Весьма приблизительный ответ можно сформулировать следующим образом (Maynard Smith, 1974). Для малых популяций отношение  $R$  скорости включения новых мутантов в популяцию, размножающуюся половым путем, к скорости, характерной для бесполой популяции, равно примерно единице. Для больших популяций ( $N \geq 1/\mu$ , где  $\mu$  — скорость возникновения благоприятных мутаций в расчете на локус) это отношение равно

$$R = \frac{1}{4s} \lg(W_{max}/\bar{W}),$$

где  $s$  — селективное преимущество в расчете на локус.

Это равенство трудно интерпретировать, поскольку мы мало что можем сказать относительно величины  $W_{max}/\bar{W}$ . Однако ясно, что, когда отбор интенсивный, популяции, размножающиеся половым путем, могут эволюционировать гораздо быстрее бесполой. Указанное различие будет



наибольшим в том случае, когда происходит множество замен генов, каждая из которых обладает относительно небольшой селективной ценностью.

#### Г. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ГРУЗ, ВЫМИРАНИЕ И ГИПОТЕЗА «ЧЕРНОЙ КОРОЛЕВЫ»

Основное утверждение предыдущего раздела состояло в том, что если условия меняются очень быстро, то генетический груз будет увеличиваться, а если он станет слишком велик, популяция вымрет. Многие биологи-популяционисты склонны считать концепцию генетического груза ошибочной и на этом основании отвергают такой подход в целом. Правы ли они?

В гл. 4, разд. Г, я докажу, что изучение таксономического распределения партеногенетических форм неизбежно приводит к выводу о том, что популяции, перешедшие к партеногенезу, более подвержены риску вымирания; утверждая это, я лишь следую точке зрения, высказанной Стеббинсом (Stebbins, 1950), Уайтом (White, 1973 и ранее), Дарлингтоном (Darlington, 1939) и другими. Если принять это утверждение, то из него будет следовать, что некоторые популяции в какой-то момент вымрут, хотя, если бы их генетическая система была иной, они смогли бы достаточно хорошо приспособиться к внешним условиям. Представляется весьма разумным предположение о том, что различие между реальным генотипом и лучше приспособленным генотипом, который мог бы возникнуть в процессе эволюции, и составляет генетический груз — тот самый, который я называю грузом запаздывания. Каковы же причины неприязни к концепции генетического груза?

Идея генетического груза замещения восходит к холдновской концепции «цены отбора» (Haldane, 1957). Здесь можно провести аналогию с селекцией домашних животных. Селекционер, желающий вывести породу, однородную (гомозиготную) по некоторой исходно редкой мутации, обязательно должен изымать из стада множество животных, не несущих этой мутации. Заслуга Холдена состоит в следующем: он показал, что при слабом отборе до того, как новый мутант будет фиксирован в популяции, должно быть устранено от размножения или погибнуть

количество животных (из числа не содержащих нового мутанта), суммарно в 10—30 раз превышающее численность популяции. Холден полагал, что это обстоятельство налагает ограничение на возможную скорость эволюционных изменений и, без сомнения, был прав.

Возражения против теории генетического груза, развитой, в частности, в работах Кроу и Кимуры (Crow, Kimura, 1970 и ранее), определяются двумя причинами, одна из которых в основном семантического свойства, а другая носит отчасти эмоциональный характер. Семантической причины мы уже касались: явно нелепо утверждать, что генетический груз увеличивается с появлением новых благоприятных мутаций. Как мне кажется, эта трудность снимается, если используется понятие груза запаздывания. В этом случае генетический груз существует до появления благоприятной мутации и уменьшается, когда мутация фиксируется в популяции.

Настоящая враждебность против концепции генетического груза возникает, когда она используется в поддержку точки зрения, согласно которой отдельные сочетания аллелей являются селективно нейтральными. В работе Левонтина и Хабби (Lewontin, Hubby, 1966) утверждалось, что разнообразие полиморфизма по ферментам слишком велико, чтобы его можно было объяснить селективным преимуществом гетерозигот, если только не считать отбор в пользу гетерозигот очень слабым. Согласно Кимуре (Kimura, 1968), наблюдаемая скорость молекулярной эволюции так велика, что ее нельзя совместить с холденовской «ценой отбора», и, следовательно, замены аллелей должны быть нейтральны. Многие генетики испытывают ощущение, что, если концепция генетического груза может использоваться в качестве аргумента в пользу нейтралистской ереси, значит, что-то неверно в самой концепции.

Против концепции генетического груза выдвинуто два основных аргумента. Первый касается способа, которым может быть учтена цена отбора одновременно по различным локусам. Холден (Haldane, 1957) считал, что приспособленности мультипликативны, и генетический груз может суммироваться. Многие авторы (King, 1967; Milkman, 1967; Sved, Reed, Bodmer, 1967, в отношении сегрегационного груза; Sved, 1968; M Smith, 1968b, в отношении субститу-

ционного груза) обращали внимание на то, что если отбросить предположение о мультипликативности приспособленностей, то та же суммарная интенсивность отбора (т. е. тот же самый генетический груз) может обеспечивать много больший полиморфизм или служить причиной большего числа замен генов. В частности, это справедливо, если предположить, что отбор действует одновременно по всем локусам, оставляя в популяции лишь особей, которые в сумме по всем локусам обладают наибольшей приспособленностью. Такая ситуация может быть названа «пороговым отбором», поскольку при этом выживают все особи с приспособленностью выше некоторой пороговой.

Второй основной аргумент (Brues, 1964; Wallace, 1968) против концепции генетического груза касается механизма действия отбора, в частности различия между «жестким» и «мягким» отбором. Если данный генотип при действии данного селективного фактора (например, определенной температуры) всегда погибает, то такой отбор называется жестким. О цене отбора в этом случае имеет смысл говорить, поскольку действие указанного фактора уменьшает численность популяции. Напротив, представим себе, что в данных условиях может существовать лишь некоторое фиксированное число особей. Тогда «лишние» особи будут погибать в любом случае. Если при этом погибающие особи генетически отличаются от выживающих, то налицо действие отбора, но это будет уже мягкий отбор. Нельзя говорить о цене отбора, если численность популяции под действием отбора не уменьшается. В этом последнем случае приспособленности будут зависеть от плотности популяции, и утверждение, следовательно, сведется к тому, что плотно-отно-зависимый отбор может поддерживать полиморфизм в отсутствие генетического груза (Clarke, 1972).

Эти два аргумента, разумеется, взаимосвязаны. Победа во внутривидовой конкуренции, по-видимому, определяется суммарным эффектом генов, находящихся во многих локусах (т. е. «пороговым отбором»); в то же время внутривидовая конкуренция, вообще говоря, приводит к мягкому отбору. Таким образом, «мягкий» отбор, как правило, является «пороговым», а «жесткий» действует независимо по разным локусам, хотя эти связи ни в коей мере не являются абсолютными. В большинстве случаев реальный отбор занимает



промежуточное положение между жестким и мягким, с одной стороны, и мультипликативным и пороговым — с другой.

Рассмотренные критические аргументы, разумеется, видоизменяют представление о генетическом грузе, однако я не думаю, чтобы концепция в целом оказалась несостоятельной. Два замечания нужно сделать относительно порогового отбора. Во-первых, при этом виде отбора «цена» проведения определенного числа генных замен, хотя и уменьшается, все же не становится равной нулю. Во-вторых, данных в пользу того, что в природных популяциях отбор действует именно таким образом, не существует, хотя можно представить ситуации, когда этот механизм является вполне реалистичным. Но если, например, вид должен одновременно приспосабливаться к изменениям в популяциях хищников и конкурентов, а также болезнетворных агентов и климатических условий, то вообразить реализацию порогового механизма действия отбора довольно трудно.

Различия между жестким и мягким отбором имеют прямое отношение к проблеме вымирания и связи вымирания с генетическим грузом. Предположим, что основные эволюционные изменения затрагивают признаки, позволяющие особям занять доминирующее положение в популяционной иерархии (например, размеры тела, органы защиты и нападения, поведенческая стратегия и т. п.), и таким образом увеличивают их шансы выжить и оставить потомство. Поскольку различия в приспособленности генетически обусловлены, такие эволюционные изменения должны быть связаны с некоторым генетическим грузом запаздывания. Однако эти изменения вовсе не увеличивают шансы вида на выживание; в действительности ситуация может быть как раз обратной, поскольку органы нападения и защиты, возникшие в процессе внутривидовой борьбы, могут быть помехой в других отношениях (если бы это было не так, то рога были бы не только у самцов, но и у самок оленей). Партеногенетические популяции, в которых упомянутые изменения происходят более медленно или не происходят совсем, по-видимому, подвергаются не большому риску вымирания, чем популяции, размножающиеся половым путем.

Ясно, что в целом концепция генетического груза оказывается несостоятельной и ее применение к проблемам

эволюции и вымиранию не имеет смысла, когда селективным фактором является внутривидовая конкуренция рассмотренного выше типа. Однако это не обесценивает концепцию в отношении ее применимости к эволюции, вызванной изменениями внешних условий или болезнетворных агентов или изменениями в популяциях хищников и конкурентов.

Я не могу закончить обсуждение взаимосвязи между скоростью эволюции и вымиранием, не рассмотрев идеи Ван Валена (Van Valen, 1973). Он приводит доводы в пользу существования «закона перманентного вымирания», согласно которому для любой группы родственных организмов с близкой экологией (например, хищных млекопитающих или костистых рыб) существует фиксированная вероятность вымирания таксонов данного ранга в единицу времени (например, родов или семейств; ископаемые остатки слишком неполны, чтобы оценить скорость вымирания отдельных видов). Пытаясь объяснить этот эмпирический закон, он прибегает к гипотезе «Черной Королевы», согласно которой каждое эволюционное приобретение любого вида может расцениваться как ухудшение условий существования одного или нескольких других видов. В результате, подобно Черной Королеве из книги «Алиса в стране чудес», каждый вид должен эволюционировать как можно быстрее просто для того, чтобы выжить.

Эта гипотеза, вообще говоря, очень привлекательна. Если она верна, то партеногенетические и самоопыляющиеся виды должны быть наиболее редки в тропиках и наиболее распространены в умеренном и субарктическом поясах, поскольку, вероятно, межвидовая конкуренция наиболее интенсивна в условиях тропиков. Данные в пользу этого положения обсуждаются в гл. 6, разд. Г.

Однако при выводе «закона перманентного вымирания» из гипотезы «Черной Королевы» возникает одна трудность. Ван Вален считает, что реализуется условие «нулевой суммы» приспособленностей, в соответствии с которым увеличение приспособленности одного вида в точности равно суммарному уменьшению приспособленности всех остальных видов. И действительно, можно показать (Maynard Smith, 1976a), что закон постоянства вероятности вымирания в единицу времени можно вывести лишь из условия точного

равенства нулю суммы приспособленностей. Интуитивно неясно, почему такое условие непременно должно соблюдаться. Кажется много более правдоподобным, что в одних условиях и в одних системах суммарная убыль приспособленности превосходит ее увеличение, тогда как в других условиях и в других системах ситуация обратная.

Из этого следует, что экосистема может находиться в одном из двух состояний: в первом случае средний генетический груз запаздывания, приходящийся на один вид, убывает, тогда как во втором возрастает. Так как скорость эволюции является возрастающей функцией генетического груза запаздывания, в системах первого типа эволюционные изменения будут замедляться, а в системах второго — ускоряться. Указанные системы могут быть названы соответственно «конвергентными» и «дивергентными». В дивергентных системах частота вымирания видов будет в течение некоторого времени возрастать, а в конвергентных — убывать.

Как же тогда обстоит дело с «законом перманентного вымирания»? Я думаю, такой закон может быть следствием соображений, аналогичных тем, которые были положены Мак-Артуром и Уилсоном (MacArthur, Wilson, 1967) в основу равновесной теории биографии островов. Число видов на острове определяется равновесием между иммиграцией и вымиранием. Число видов (или родов) в экосистеме определяется равновесием между вымиранием и видообразованием. Поскольку биосфера в целом конечна, общее число особей на каждом трофическом уровне остается приблизительно постоянным (за исключением, как отметил Стеббинс, ситуации, когда происходит сильное увеличение первичной продукции). Если, несмотря на изменение по каким бы то ни было причинам видовой структуры экосистемы, при этом сохраняется каноническое распределение численности видов (Preston, 1962), то примерно в том же равновесном состоянии остается не только число особей, но и число видов и их обилие. При этом скорость случайного вымирания наиболее редких видов будет связана с характером этого распределения. Какие именно виды будут настолько редкими, что подвергнутся риску вымирания, определяется, разумеется, уже неслучайными обстоятельствами.

Системы такого типа обладают определенной устойчи-



востью. Если число видов возрастает сверх некоторого канонического, случаи вымирания учащаются; если же оно падает ниже канонического, случаи вымирания становятся более редкими, а поскольку при этом могут возникать вакантные экологические ниши, может ускоряться процесс видообразования. Разумеется, между этими двумя состояниями, с одной стороны, и «конвергентными» и «дивергентными» экосистемами — с другой, существует соответствие; если видов много и они «плотно упакованы», то эволюционный прогресс одного из видов скорее всего ухудшит условия существования других и соответственно система, вероятно, будет «дивергентной»; если же видов мало и существуют вакантные экологические ниши, то эволюционный прогресс одного из видов повлияет на условия существования других в меньшей степени и система будет «конвергентна».

Идеи эти спекулятивны и сформулированы нечетко, но совершенно ясно, что на эволюционных временах экосистемы должны обладать крупномасштабной и долговременной устойчивостью.

#### Д. МОДЕЛИ НЕУСТАНОВИВШЕЙСЯ И СТАЦИОНАРНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Модели, рассмотренные в этой главе, свидетельствуют о том, что при наличии рекомбинаций популяции могут эволюционировать быстрее, чем в их отсутствие; наиболее важное исключение составляют малые популяции, в которых каждая благоприятная мутация успевает фиксироваться до того, как появляется следующая. Этот эффект представляется достаточно большим для того, чтобы описать наблюдаемый характер вымирания. Однако все-таки остается неясным, модели какого именно типа наилучшим образом соответствуют реальным эволюционным процессам. Для популяций, размножающихся половым путем, различие между моделями неустновившейся и стационарной эволюции демонстрирует рис. 6 (Maynard Smith, 1974), где сравниваются два крайних типа моделей эволюционных изменений в таких популяциях. Рис. 6, А соответствует ситуации, когда интенсивность или направление отбора по некоторому фенотипическому признаку или группе при-

знаков непостоянны во времени. На рисунке представлены три промежутка времени.

1. Сильный направленный отбор по группе признаков  $X$  снижает генетическую дисперсию  $V$  этих признаков. Сцепление и плейотропия приводят к тому, что дисперсия  $V_R$  признаков, не затрагиваемых направленным отбором, уменьшается мало.

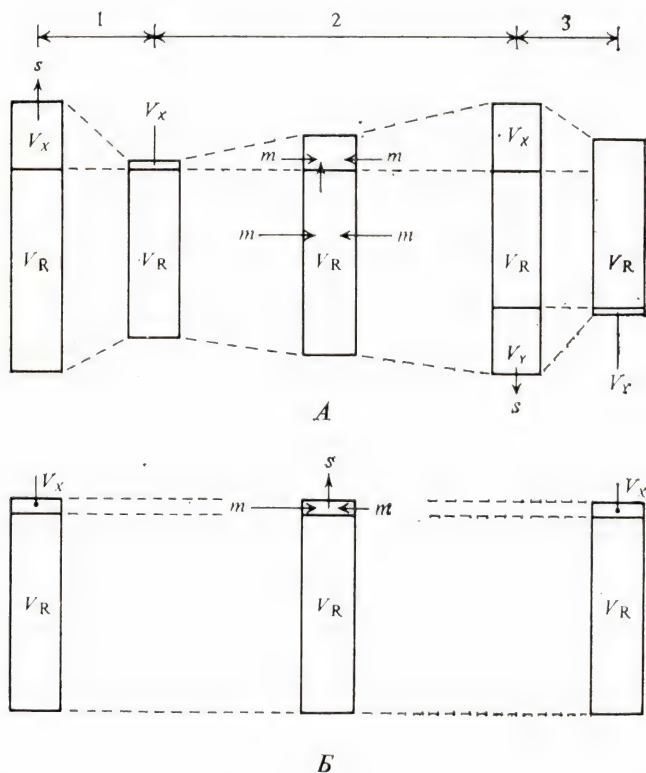


Рис. 6. Модель эволюции в популяции, размножающейся половым путем (Maynard Smith, 1974). *A* — прерывистый отбор; *Б* — непрерывно действующий отбор.  $V_X$ ,  $V_Y$  — генетическая дисперсия по признакам  $X$  и  $Y$ ;  $V_R$  — остаточная генетическая дисперсия;  $m$  — мутация;  $s$  — фиксация под действием отбора.

2. Направленный отбор прекращен. Дисперсия  $V$  постепенно достигает прежнего значения в конечном счете благодаря новым мутациям, однако возможны также изменения, вызванные вторичными эффектами, когда мутации приводят к тому, что вклад в значения признаков  $X$  начинают вносить новые гены.

3. Сильный направленный отбор действует по признаку  $Y$ .

В соответствии с этой моделью реакция размножающейся половым путем популяции на изменение внешних условий похожа на реакцию содержащейся в неволе популяции на искусственный отбор в том, что касается ее зависимости от значения генетической дисперсии до начала действия отбора. Модели такого типа приемлемы лишь в том случае, когда периоды действия направленного отбора разделены значительно более длительными периодами, на протяжении которых отбор либо вовсе отсутствует, либо носит нормализующий характер.

Альтернативная модель представлена на рис. 6, Б. В этом случае предполагается, что постоянный направленный отбор в течение продолжительного времени действует на одну и ту же группу признаков. Аддитивная генетическая дисперсия находящегося под действием отбора признака будет мала, и между появлением новых мутаций и их фиксацией быстро установится равновесие. Такую схему я буду называть моделью стационарной эволюции.

Какая из моделей правильнее? На этот вопрос трудно что-нибудь ответить, кроме одного: истина должна лежать где-то посередине. Посмотрим на различие между указанными моделями с несколько иной точки зрения. Если правильна схема, изображенная на рис. 6, Б, то все локусы могут быть подразделены на две категории. Существуют локусы, по которым вид полиморфен, и именно эти локусы вносят вклад в значение  $V_R$ . Полиморфизм по этим локусам обычно сохраняется длительное время. С другой стороны, существуют локусы, в которых замена одних аллелей другими происходит лишь изредка и сравнительно быстро; полиморфизм по этим локусам можно назвать транзитивным. Разумеется, может существовать и третья категория локусов, вовсе не подверженных изменчивости (например,



знаменитый локус гистона IV, который у высших растений и животных различается всего лишь по одной аминокислоте).

Если же справедлива альтернативная схема, представленная на рис. 6, А, то обычно судьба новой мутации в популяции будет выглядеть следующим образом: сначала в популяции устанавливается устойчивый полиморфизм, затем частота гена в течение длительного времени поддерживается на промежуточном уровне, и наконец, когда условия существования изменяются, ген фиксируется.

Одна из причин, по которым хотелось бы знать, какая из этих схем ближе к истине, состоит в следующем. Если фиксация (в тех случаях, когда она имеет место) происходит быстро, то «эффект попутного транспорта» будет весьма существен (Maynard Smith, Haigh, 1974; Thompson, 1977; Strobeck, Maynard Smith, Charlesworth, 1976); если же верна схема, изображенная на рис. 6, А, то большинство новых мутаций до момента фиксации будет иметь достаточно времени, чтобы установилось состояние, равновесное по сцеплению, и в этом случае «эффект попутного транспорта» окажется несущественным.

Другой вопрос, ответ на который определяется выбором той или иной модели, касается роли частоты мутаций в определении скорости эволюции. Так, если верна схема, изображенная на рис. 6, А, то удвоение частоты мутаций не окажет большого влияния на скорость адаптивной эволюции. Если же правильна схема, представленная на рис. 6, Б, то удвоение частоты приведет к удвоению скорости адаптивной эволюции. (Разумеется, в обоих случаях удвоение частоты мутаций будет сопровождаться увеличением вдвое числа нейтральных замен, если таковые существуют). Весьма печально, что мы не знаем даже того, как влияет на скорость эволюции удвоение интенсивности одного из основных факторов эволюции.

Рис. 6 относится к эволюции популяций, размножающихся половым путем. Соответствующая схема для бесполой популяции представлена на рис. 7. Такая популяция состоит из множества клонов. Рис. 7, А иллюстрирует реакцию бесполой популяции на сильный направленный отбор по признаку Х. Такой отбор эквивалентен отбору лишь единственного клона с оптимальным генотипом; он уничтожает генетическую изменчивость не только по

признаку  $X$ , но и вообще всякую генетическую изменчивость. Ясно, что эволюция в бесполой популяции в основном сводится к изменениям, происходящим в отдельных клонах. Если изменяются условия существования, то отдельный клон может приспособиться к этим изменениям, лишь включая в генотип вновь возникающие мутации. Соответствующая модель представлена на рис. 7, Б.

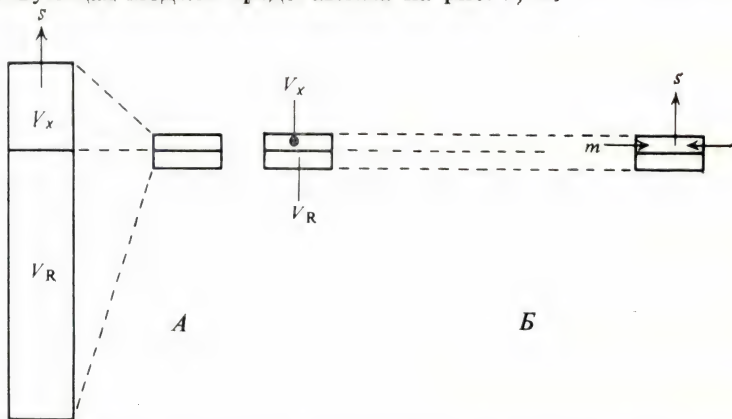


Рис. 7. Модель эволюции в бесполой популяции (Maynard Smith, 1974)  
 А — прерывистый отбор; Б — непрерывно действующий отбор. Обозначения те же, что и на рис. 6.

Как согласовать этот вывод с тем фактом, что многие партеногенетические комплексы состоят из большого числа генетически различающихся клонов? Представляется весьма правдоподобным, что в большинстве случаев эти клоны независимо произошли от предков, размножавшихся половым путем. Их сосуществование возможно лишь постольку, поскольку они приспособлены к слегка различающимся экологическим нишам. Представим себе, однако, что, например, в результате появления нового болезнетворного агента возникает сильный направленный отбор в пользу определенной замены гена во всех клонах. Реакцией на такой отбор будет элиминация значительной части генетической изменчивости.

Из этого следует, что либо такой интенсивный направленный отбор на определенную замену генов —

редкое событие, либо частота возникновения новых клонов от сородичей, размножающихся половым путем, достаточно высока. В связи с этим очень интересно было бы провести электрофоретические исследования партеногенетических разновидностей форм, которые не имеют размножающихся половым путем сородичей, например *Houttuynia* (гл. 3. разд. Д).

#### Е. ОБЗОР МОДЕЛЕЙ

Хотя в этой главе было рассмотрено множество самых разных моделей, можно сформулировать некоторые общие соображения относительно того, какое влияние оказывают рекомбинации на эволюцию. Интересное наблюдение сделал Фелсенштейн (Felsenstein, 1974): авторы, которые прямо или косвенно допускают существование случайных процессов в конечных популяциях, приходят к заключению, что рекомбинации ускоряют процесс эволюции, тогда как исследователи, изучающие модели бесконечных популяций (такие, как обсуждавшиеся на стр. 26—30), считают, что такого влияния не существует. Причиной этого, по мнению Фелсенштейна, является эффект Хилла—Робертсона (Hill, Robertson, 1966). Отбор аллелей в одном локусе меняет частоты генов в других локусах. Чем меньше популяция и чем ниже частота рекомбинаций между локусом, затрагиваемым отбором, и другими локусами, тем сильнее этот эффект. В отсутствие рекомбинаций увеличение частоты определенного аллеля в определенном локусе исключает повышение частоты аллелей в других локусах, как это и было в первых моделях Фишера (Fischer, 1930) и Меллера (Muller, 1932). Эти эффекты возникают лишь в конечных популяциях, поскольку в них неизбежны случайные отклонения от равновесности по сцеплению.



## НЕКОТОРЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ И РЕКОМБИНАЦИЙ: II. «ХРАПОВИК МЕЛЛЕРА»

В предыдущей главе обсуждалось влияние рекомбинаций на ускорение процесса накопления в популяциях благоприятных мутаций. В этой главе мы рассмотрим возможность замедления процесса накопления вредных мутаций в результате рекомбинаций. Эта идея была впервые высказана Меллером (Muller, 1964), который обратил внимание на то обстоятельство, что «в бесполой популяции существует некоторое подобие храпового механизма, вследствие чего груз вредных мутаций никогда не может стать ни в одной из линий популяции меньше, чем в наименее отягощенной линии, существующей в данное время». Будучи сформулированным, это положение представляется достаточно очевидным, однако генетики-популяционисты не обращали на него внимания до тех пор, пока Фелсенштейн (Felsenstein, 1974) не вернулся к нему и не получил ряд следствий.

При каких условиях храповик Меллера будет работать?

Представим себе гаплоидную бесполое популяцию численностью  $N$ , поколения которой не пересекаются. Каждая особь имеет  $l$  локусов, в каждом из которых с вероятностью  $u$  за поколение появляется вредная мутация, причем  $l$  велико, а  $u$  мала. Особь, несущая  $k$  вредных мутаций, характеризуется приспособленностью  $(1 - s)^k$ . Нас интересуют лишь умеренно вредные мутации, так что  $s$ , вообще говоря, мало. Предполагается, что приспособленности мультипликативны.

В каждом поколении мы можем выделить классы особей, несущие фиксированное число вредных мутаций. Пусть  $n_i$  — число особей с  $i$  вредными мутациями. Тогда

$$\sum_{i=0}^l n_i = N. \quad (3.1)$$

Храповик Меллера работает следующим образом. Предположим, что минимальное число вредных мутаций у одной особи равно  $j$ ; тогда  $n_0 = n_1 = \dots n_{j-1} = 0$ . В отсутствие рекомбинаций появление особи с числом мутаций, меньшим  $j$ , исключено (ниже будет показано, что обратные мутации не влияют на суть дела). Однако, если  $n_j$  мало, всегда будет существовать вероятность того, что все  $n_j$  особей погибнут или не оставят потомства. В этом случае оптимальным станет новый класс особей с  $j + 1$  вредными мутациями; храповик повернется на одно деление.

В любом случае работа храповика зависит от численности оптимального класса особей; если она мала, вредные мутации будут накапливаться, если велика — не будут.

Д-ром Дж. Хейем было проведено следующее математическое исследование. Предположим сначала, что популяция достаточно велика для того, чтобы изменения  $n_i$  можно было рассматривать детерминистически. Каково будет «детерминистическое равновесие», т. е. стационарное распределение  $n_i$ , в точности самовоспроизводящееся под действием отбора и мутаций? Можно показать, что это распределение задается выражением

$$n_k = Ne^{-\Theta} \Theta^k / k!, \quad (3.2)$$

где  $\Theta = u\bar{l}/s$ .

Вводя понятие частоты мутаций на геном в целом  $u\bar{l} = U$ , получаем выражение для численности оптимального класса:

$$n_0 = Ne^{-U/s}. \quad (3.3)$$

Если принять приспособленность оптимального класса за единицу, то средняя приспособленность популяции составит

$$\bar{W} \simeq e^{-U}. \quad (3.4)$$

Заметим, что вероятность того, что особь в следующем поколении не приобретет ни одной мутации, равна  $(1 - u)^l = e^{-U} = \bar{W}$ . Таким образом, средняя приспособленность популяции зависит от частоты мутаций, а не от селективного вреда, причиняемого одной мутацией; другими словами, мутационный груз  $(W_{\max} - \bar{W})/W_{\max}$  равен

$1 - e^{-U}$  — вероятности того, что особь будет отягощена по меньшей мере одной вредной мутацией.

В состоянии детерминистического равновесия мутации не накапливаются, храповик бездействует. Единственное, что требуется для адекватности такого описания реально существующим популяциям, это чтобы численность нулевого класса  $n_0$  была достаточно большой для детерминистического рассмотрения. Так, если  $n_0 \geq 1000$ , вероятность того, что в каком-то поколении численность этого класса за счет дрейфа генов упадет до нуля, будет весьма мала, при  $n_0 \approx 100$  храповик будет действовать, хотя и медленно; если же  $n_0 \leq 10$ , храповик будет вращаться довольно быстро.

Задав  $n$ ,  $U = ul$  и  $s$ , нетрудно построить имитационную модель работы храповика в популяции, т. е. промоделировать эволюцию популяции в численном эксперименте с помощью ЭВМ. Оказывается, что вначале распределение  $n_i$  очень близко к детерминистическому. Однако по мере того, как оптимальные классы случайно элиминируются и заменяются новыми с числом вредных мутаций, на единицу большим, оно постепенно сдвигается в сторону все более и более высокого среднего значения числа вредных мутаций.

Общее выражение для скорости сдвига максимума распределения (так сказать, для скорости генетического ухудшения популяции) привести невозможно. Однако, как и следовало ожидать, оказывается, что решающим фактором, определяющим эту скорость, является численность оптимального класса в детерминистическом равновесном распределении  $n_0$ . Из уравнения (3.3) следует, что, грубо говоря,

- при  $U/s \leq 1$  храповик не работает,
- при  $U/s \approx 10$  храповик не работает лишь в очень больших популяциях,
- при  $U/s \geq 20$  храповик работает.

Возможный смысл этих значений мы обсудим чуть позже, а сейчас остановимся на обратных мутациях и посмотрим, как обстоит дело в популяции с рекомбинациями.

Легко видеть, что обратные мутации ничего не меняют. Если храповик работает, то численность нулевого класса в любом поколении составляет от одной до нескольких десятков особей. Таким образом, суммарная численность особей этого класса по всем поколениям, начиная от



момента, когда он становится оптимальным, и до его исчезновения, редко превышает  $10^4$ . Таким образом, обратная мутация может оказать влияние на процесс эволюции, только если она произойдет в потомстве одной из этих  $10^4$  особей, создав тем самым новый оптимальный класс, в котором число вредных мутаций будет на единицу меньше. Так как частота возникновения обратных мутаций не превышает  $10^{-8}$ , этим процессом смело можно пренебречь.

Что изменится при наличии рекомбинаций? В каждом из  $l$  локусов частота вредных мутаций будет составлять  $p = u/s$ . При свободной рекомбинации они будут распределены по локусам независимо (или близко к этому), так что частоты особей с 0, 1, 2... мутациями задаются выражением

$$e^{-ul/s} \left[ 1 + (ul/s) + \frac{1}{2} (ul/s)^2 + \dots \right].$$

Таким образом, распределение в точности совпадает с равновесным детерминистическим распределением для бесполой популяции. Храповик, однако, в этом случае работать не будет, поскольку в потомстве пары особей, каждая из которых несет по  $k$  вообще говоря разных вредных мутаций, могут быть особи, несущие как меньше, так и больше чем  $k$  мутаций.

Существует, однако, верхний предел частоты мутаций. Если, например, рассмотреть организмы, размножающиеся бинарным делением, и предположить, что отбор действует во время жизни отдельных особей, а не в момент деления, мы получим, что  $\bar{W} > 1/2$ ; поскольку в соответствии с уравнением (3.4)  $\bar{W} \approx e^{-u}$ , из этого будет следовать, что  $U < 1$ . Для организмов, способных производить многочисленное потомство, мутационный груз в принципе может и превышать эту величину, хотя представляется сомнительным, чтобы это часто случалось.

Таким образом, для популяций, размножающихся половым путем, условие, при котором мутации не накапливаются, в очень грубом приближении выглядит так:  $U < 1$ . Для бесполой популяции в еще более грубом приближении указанное условие записывается в виде  $U/s < 1$ . Из этого следует, что преимущества, связанные с рекомбинацией,

существенны, только когда большинство вредных мутаций лишь слегка понижают приспособленность.

На популяционном уровне смысл храповика Меллера состоит в следующем: если большинство вредных мутаций лишь незначительно нарушает приспособленность, то при фиксированной частоте ошибок репликаций на локус максимальный объем «неприкосновенного» генетического материала в геноме, который может воспроизводиться без постоянного ухудшения, существенно больше в популяциях с генетической рекомбинацией.

В этом выводе есть одна привлекательная сторона. В настоящее время широко распространено мнение, что гены, ответственные за рекомбинацию, эволюционируют в первую очередь, поскольку играют важную роль в репарации ДНК. Из рассуждений Меллера следует, что сами рекомбинации являются одной из форм репарации.

## МОЖЕТ ЛИ ГРУППОВОЙ ОТБОР ПОДДЕРЖИВАТЬ ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ? СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

### ПРЕАМБУЛА

Эта глава посвящена следующему вопросу: может ли групповой отбор служить механизмом поддержания полового размножения у эукариот, в частности у высших растений и животных, если учесть, что действующий на малых временах индивидуальный отбор благоприятствует партеногенезу? Прежде чем дать положительный ответ на этот вопрос, необходимо обосновать следующие положения.

1. Существует действующий на малых временах индивидуальный отбор в пользу партеногенеза. Это положение, без сомнения, справедливо для большинства типов жизненных циклов, если единственное различие между партеногенетическими и размножающимися половым путем самками состоит в способе размножения (доказательство см. на стр. 12—14; возможные причины несостоятельности в некоторых случаях этого доказательства обсуждаются в разд. А данной главы). Следует сделать еще два замечания. Во-первых, партеногенез не сопровождается генетическими изменениями, уменьшающими приспособленность; этот вопрос обсуждается в разд. В настоящей главы. Во-вторых, на малых временах половое размножение не дает настолько значительных генетических преимуществ, чтобы скомпенсировать двукратный выигрыш, связанный с отсутствием необходимости производить самцов при партеногенезе. Обратное утверждение составляет, разумеется, основную альтернативу гипотезе группового отбора; оно обсуждается в гл. 6 и 7.

2. Существует действующий на больших временах отбор в пользу групп, размножающихся половым путем. Теоретические соображения, согласно которым можно ожидать, что это именно так, обсуждались в двух предыдущих главах. В разд. Д этой главы я рассмотрю вопрос о том,



подтверждает ли гипотезу группового отбора таксономическое распределение партеногенетических форм.

3. Гипотеза группового отбора количественно правдоподобна. Как отмечалось на стр. 15—17, отбор признака посредством группового отбора подразумевает, что появление и закрепление в популяции каждого нового благоприятного мутанта, избежавшего случайного вымирания, должно уравниваться вымиранием группы. Из этого следует, что если гипотеза группового отбора количественно правдоподобна, то возникновение новых партеногенетических линий должно быть редким событием. Вопрос о том, как возникают такие линии, обсуждается в разд. Б и В этой главы. Основной вывод состоит в том, что их возникновение (особенно у животных) вполне может быть редким событием.

Количественная правдоподобность гипотезы группового отбора определяется не только частотой возникновения партеногенетических линий, но и частотой вымирания групп. Что означает в данном контексте термин «группа»? Этим вопросом мы займемся в разд. Е данной главы.

Последний и решающий вопрос, относящийся к количественной правдоподобности гипотезы, рассматривается в разд. Д. Если в рамках одной популяции реализуются и бесполой, и половой способы размножения, не доказывает ли это, что должен существовать отбор в пользу полового способа размножения, дающий немедленный эффект? Данное соображение, основанное на равновесии между двумя способами размножения (Williams, 1975), представляется довольно убедительным, однако по причинам, которые будут изложены в разд. Д, количественные оценки провести довольно трудно.

#### А. ОБЛАДАЮТ ЛИ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РАЗНОВИДНОСТИ ДВУКРАТНЫМ ПРЕИМУЩЕСТВОМ?

Основное соображение в пользу положительного ответа на этот вопрос приведено на стр. 12—14. Действительно, партеногенетические самки обладают двукратным селективным преимуществом, поскольку они не затрачивают энергию на производство сыновей. Это утверждение справедливо, разумеется, лишь при прочих равных условиях, т. е.

лишь в том случае, если между бесполоыми и размножающимися половым путем самками нет генетических различий, влияющих на приспособленность. Значительная часть этой книги и посвящена рассмотрению вопроса о том, существуют ли такие различия. В этом разделе я хочу обсудить более простой вопрос: существуют ли какие-либо иные факторы, опровергающие основное утверждение. Таких факторов, по видимому, три: изогамия, забота родителей о потомстве и гермафродитизм.

#### Изогамия

У многих простейших и у зеленых водорослей дифференциация гамет по размеру отсутствует — зигота образуется при слиянии двух морфологически идентичных гамет. В этом случае двукратное преимущество не возникает: свободная комбинация гамет не является расточительством. Рассмотрим две диплоидные клетки одинакового размера, каждая из которых претерпевает мейоз, в результате которого образуются четыре гаплоидные гаметы. Затем гаметы попарно сливаются, образуя диплоидные зиготы, каждая из которых вдвое меньше исходных диплоидных клеток. Рассмотрим теперь доминантный мутантный ген *A*, который в отличие от нормального гена  $+$  вызывает апомиксис, т. е. подавляет мейоз и приводит к тому, что исходная диплоидная клетка претерпевает митоз, образуя две вдвое меньшие клетки, каждая из которых содержит копию гена *A*. В отсутствие же гена *A* образуются две вдвое меньшие исходной клетки, каждая из которых содержит копию гена  $+$ .

Единственное преимущество гена *A* над геном  $+$  состоит в том, что второго мейотического деления и последующего слияния гамет не происходит. Это обеспечивает гену *A* селективное преимущество над геном  $+$  в растущей популяции делящихся клеток. Однако если различие между генами *A* и  $+$  проявляется (т. е. если аллель  $+$  вызывает мейоз) лишь в условиях дефицита питательных веществ, когда нормальный рост в любом случае невозможен, то аллель *A* не обладает селективным преимуществом. Следовательно, можно ожидать, что в изогамных видах образование гамет происходит при дефиците питательных веществ. В этих условиях апомиксис не обеспечивает селективного преимущества.

Основное значение этого вывода заключается в том, что он приводит к следующему заключению: такие существенные черты полового размножения у эукариот, как мейоз и сингамия, почти заведомо впервые возникли в изогамной популяции. Эволюция от изогамии к анизогамии обсуждается в гл. 9, разд. В. Из этого обсуждения следует, что, рассматривая возникновение полового размножения у эукариот, нет необходимости допускать существование двукратного преимущества.

#### Забота о потомстве

Вывод о двукратном преимуществе партеногенеза (стр. 13—14) следует из предположения о том, что партеногенетические самки производят столько же потомков, сколько и размножающиеся половым путем. Совершенно очевидно, что для тех моногамных видов, у которых самцы участвуют в заботе о потомстве, это положение не выполняется. У таких видов переход к партеногенезу не обязательно влечет за собой возникновение двукратного преимущества.

#### Гермафродитизм

Рассуждение о двукратном преимуществе партеногенеза, вообще говоря, применимо к гермафродитным видам в той же мере, что и к двуполым, однако существуют некоторые моменты, требующие обсуждения. Рассмотрим прежде всего гермафродитный вид животных с наружным оплодотворением (например, асцидий) или, если угодно, вид самостерильных гермафродитных, или однодомных, растений. Такие виды будут стремиться распределять ресурсы, отпущенные на размножение, поровну на яйца и спермии (или соответственно на яйцеклетки и пыльцу). Причина указанного равноправия того же свойства, что и та, что привела Фишера (Fisher, 1930) к предсказанию отношения численности полов 1 : 1 у двуполых видов; она обсуждается на стр. 170—174. Из сказанного следует, что партеногенетический организм, не производящий спермы или пыльцы, может произвести вдвое больше яиц или семян.

Это рассуждение применимо как к видам, продуцирующим в каждый данный отрезок времени либо только мужские, либо только женские гаметы (последовательный



гермафродитизм), так и к видам, продуцирующим одновременно оба типа гамет. Существуют, однако, некоторые сложности.

*Гермафродиты с внутренним оплодотворением.* Рассмотрим гермафродитов с внутренним оплодотворением и неспособных к самооплодотворению, например кого-нибудь из представителей родов *Helix*, *Capaea* или *Lumbricus*. Если каждая особь спаривается лишь однократно и оплодотворение реципрочно, это может способствовать тому, что особи будут затрачивать большую часть доступных ресурсов на производство яиц и лишь относительно малую долю на производство количества спермы, необходимого для оплодотворения яиц партнера. В этом случае партеногенез будет давать лишь небольшое преимущество.

Слабая сторона этого рассуждения состоит, разумеется, в том, что особи не обязательно спариваются однократно. При многократном же спаривании число особей, матерью которых данная особь является, не увеличивается, тогда как число особей, которым она приходится отцом, возрастает. Таким образом, начинает действовать отбор особей, которые расходуют дополнительные ресурсы на развитие органов передвижения и привлечение брачного партнера, увеличивающих число спариваний; это обстоятельство, в частности, проявляется в том, что представители рода *Helix* не скупятся на расходование ресурсов на осуществление мужских функций. Из всего сказанного следует, что даже в случае гермафродитов с внутренним оплодотворением, по-видимому, существует значительное (возможно, даже двукратное) преимущество в пользу партеногенеза.

*Самооплодотворяющиеся гермафродиты.* Многие гермафродитные животные и растения способны к самооплодотворению. Если самооплодотворение не связано с какими-либо генетическими недостатками, такие виды должны быстро эволюционировать в сторону данного способа размножения, что и имеет место во многих случаях. Когда самооплодотворение является правилом, затрата ресурсов на осуществление мужских функций может быть уменьшена и партеногенез будет давать мало дополнительных преимуществ. Действительно, самооплодотворяющиеся гермафродиты достигают почти того же двукратного преимущества

над двуполовыми разновидностями, что и виды, размножающиеся партеногенетически; общим для них является также и то, что одна особь может положить начало колонизации новой области. Преимущество же, которым обладают по крайней мере некоторые типы партеногенеза над самооплодотворением у гермафродитов, заключается в том, что первые способны неограниченно долго сохранять в популяции гетерозиготный генотип.

*Происхождение и последствия мужской стерильности.* Предположим, что в популяции гермафродитов с внешним оплодотворением возникает партеногенетическая разновидность. Обозначим ген или гены, ответственные за партеногенетическое развитие яиц (или семян), буквой *P*. Никаких причин, по которым эти гены должны одновременно обуславливать мужскую стерильность, не существует. Действительно, если партеногенетические особи продолжают затрачивать на производство спермы (или пыльцы) столько же ресурсов, что и особи, размножающиеся половым путем, двукратное преимущество не достигается.

Тем не менее можно предположить, что частота генов *P* будет возрастать, и вот по какой причине. Если партеногенетические особи производят то же число яиц, что и особи с половым размножением, и вовсе не производят спермы, то частота генов *P* останется постоянной. Если же наряду с яйцами партеногенетические особи производят и сперму, то со спермой гены *P* будут попадать к потомству, размножающемуся половым путем. В результате частота партеногенетической разновидности будет увеличиваться за счет разновидности с половым размножением. Как только в какой-либо местности партеногенетическая разновидность закрепится в качестве доминирующей, возникнет сильный отбор на мужскую стерильность и на перераспределение ресурсов в пользу женских функций.

Весьма примечательно, что у партеногенетических разновидностей растений значительная часть ресурсов нередко продолжает расходоваться на выполнение мужских функций. Растения бесполок клонов одуванчика *Taraxacum officinalis* имеют не выполняющие никаких функций желтые лепестки, и многие производят не несущую никаких функций пыльцу. Этим фактам трудно дать какое-либо объяснение, кроме того, что упомянутые клоны могут быть относи-

тельно недавнего происхождения, а эволюционное приспособление в бесполой популяции происходит настолько медленно, что неадаптивные признаки продолжают сохраняться. Более подробно особенности представителей рода *Taraxacum* рассмотрены на стр.78.

Прежде чем партеногенетический клон, происходящий от гермафродитных предков, сможет приобрести двукратное преимущество, должны произойти два события: во-первых, эволюционно развиться мужская стерильность и, во-вторых, произойти переключение ресурсов, ранее затрачивавшихся на выполнение мужских функций, на осуществление женских функций. Весьма вероятно, что генетические изменения, ответственные за мужскую стерильность, могут вызвать и перераспределение ресурсов без дополнительных генетических изменений. Так ли обстоит дело в действительности — зависит от механизма, управляющего распределением ресурсов в организме. Предположение, согласно которому перераспределение ресурсов может быть автоматическим следствием мужской стерильности, основывается на изучении гинодвудомных растений; как заметил Дарвин (Darwin, 1877), растения с мужской стерильностью производят меньше пыльцы, чем гермафродиты. Этот аргумент не является безоговорочным, поскольку возможно, что у гинодвудомных растений существуют специальные гены, ответственные и за мужскую стерильность, и за перераспределение ресурсов.

Итак, двукратного преимущества партеногенеза у изогамных видов и у моногамных видов, у которых оба родителя заботятся о потомстве, не достигается. Когда партеногенетические разновидности происходят от гермафродитов, двукратное преимущество, вообще говоря, достигается, но с некоторыми оговорками. Оно не достигается, если родительская популяция состоит из самооплодотворяющихся гермафродитов. В полной мере двукратное преимущество может быть достигнуто лишь после того, как произойдут дополнительные генетические изменения, а они происходят не всегда.

Для вопросов поддержания полового размножения у высших эукариот оговорки, обсуждавшиеся в этом разделе, являются относительно малосущественными. Они не затра-



гивают основной проблемы поддержания полового размножения при наличии двукратного селективного преимущества партеногенеза.

#### Б. ПРИРОДА, ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПАРТЕНОГЕНЕЗА У ЖИВОТНЫХ

Партеногенезом называется развитие нового организма из неоплодотворенного яйца. Существует две основные формы партеногенеза.

1. «Аррентокия» — развитие самцов из неоплодотворенных яиц. Примерами такого рода являются гаплодиплоидная система, существующая у перепончатокрылых, и все другие случаи, когда из неоплодотворенных яиц развиваются гаплоидные самцы, а из оплодотворенных — диплоидные самки. Популяция с таким способом размножения не утрачивает медленно реализующихся эволюционных преимуществ полового размножения. В плане нашего обсуждения эта система размножения интересна в первую очередь тем, что она предполагает существование механизмов регуляции, сравнимых с другими формами партеногенеза.

2. «Телитокия» — развитие *самок* из неоплодотворенных яиц; может встречаться облигатно, циклически, факультативно или как редкое исключение.

С самого начала важно различать два типа телитокии — апомиктическую и аутомиктическую, поскольку они приводят к противоположным генетическим последствиям. При апомиксисе мейоз подавлен и происходит единственное митотическое деление созревания, в результате чего потомство оказывается генетически тождественно матери. При аутомиксисе мейоз протекает нормально, приводя к формированию четырех гаплоидных пронуклеусов. Диплоидный набор хромосом восстанавливается в результате слияния либо двух пронуклеусов, либо двух ядер дробления. Конкретные генетические последствия аутомиксиса определяются способом, которым восстанавливается диплоидный набор хромосом, однако во всех случаях потомство генетически отличается от матери и является более гомозиготным по сравнению с ней.

Известно, что у многих животных стимулом к началу

развития неоплодотворенного яйца может являться широкий круг неспецифических воздействий. Препятствием к нормальному развитию часто является гаплоидность хромосомного набора эмбриона. Однако нередко девственные самки типично двуполовых видов откладывают небольшое число яиц, развитие которых проходит нормально (например, самки некоторых палочников, дрозофил, саранчи, кузнечиков; см. White, 1973, стр. 701). Карсону (Carson, 1967) удалось с помощью отбора поднять частоту нормально развивающихся неоплодотворенных яиц у *Drosophila mercatorum* с 0,01 до 0,06 и таким способом получить перманентно телитокическую линию типично двуполого вида. Однако во всех изученных случаях такого спорадического партеногенеза оказывалось, что он происходит аутомиктически. У *D. mercatorum* диплоидный хромосомный набор обычно восстанавливался в результате слияния ядер дробления, что немедленно приводило к гомозиготности по всем локусам.

Нет ничего удивительного в том, что естественные телитокические популяции такого типа с гомозиготностью, возникающей за одно поколение, встречаются крайне редко. Нур (Nur, 1971) высказал интересное положение, согласно которому большинство из очень малого числа известных популяций такого рода, возможно, происходит от арренотокических предков. В типично диплоидных видах с перекрестным размножением подавляющее большинство генотипов, став гомозиготными по всем локусам, оказались бы летальными или почти летальными. У гапло-диплоидных видов груз летальных и вредных рецессивных мутаций много меньше, поскольку все гены испытываются отбором в гаплоидной форме, и, следовательно, вероятность того, что произвольно взятая гомозигота будет обладать высокой жизнеспособностью, для таких видов много больше. Нур утверждает, что перечень описанных природных популяций, приспособившихся к этому типу апомиксиса, исчерпывается несколькими видами червецов, одним видом алейродид и одним видом клещей; в каждом из этих случаев самцы ближайшего родственного вида, размножающегося половым путем, гаплоидны. Возможно, исключение из обобщения Нура составляет *Bacillus rossius*, который в северной Африке размножается половым путем, а во Франции

аутомиктичен, причем удвоение числа хромосом происходит в эндомитозе (Pijnacker, 1969).

Из всего сказанного следует, что, даже если спорадическое партеногенетическое развитие яиц происходит не очень редко, такой партеногенез обычно аутомиктичен, приводит к вынужденной гомозиготности и, следовательно, представляет собой малоперспективную отправную точку для образования партеногенетической разновидности.



Рис. 8. Генетические последствия аутомиксиса. Если сливаются два несестринских пронуклеуса (на рисунке — соседние), это приводит к гетерозиготности по локусам, расположенным между центромерой и первой хиазмой ( $Aa$ ), но может вызвать гомозиготность по локусам, удаленным от центромеры ( $bb$ ). Если сливаются два сестринских пронуклеуса, это приводит к гомозиготности по ближайшим к центромере локусам.

Аутомиксис, при котором диплоидия сохраняется в результате слияния двух пронуклеусов, встречается в природных популяциях чаще только что рассмотренного типа аутомиксиса. Он также приводит к гомозиготности, однако не сразу по всем локусам. Генетические события, происходящие при этом, в деталях изображены на рис. 8. Весьма важным является то обстоятельство, что пронуклеусы часто бывают расположены в ядре упорядоченно, так что ядро яйца может образовываться либо всегда из пары сестринских ядер, либо всегда из пары несестринских. Этот факт можно использовать для объяснения того, как в аутомиктическом виде может поддерживаться гетерозиготность по крайней мере по некоторым локусам. Так, например, единственный партеногенетический в природных условиях вид рода *Drosophila*, *D. mangabeirai*, аутомиктичен, причем



ядро яйца образуется в результате слияния двух несестринских ядер. Все особи диплоидны и гетерозиготны по трем инверсиям; вероятно, между центромерой и этими инверсиями образуется несколько хиазм. Даже при наличии такого весьма специализированного типа поддержания гетерозиготности гибель яиц у *D. mangabeirai* высока и составляет примерно 40%.

Еще одним видом, использующим генетическое преимущество, которое обусловлено сохранением диплоидии в результате слияния несестринских ядер, является бабочка *Solenobia triquetrella* (Seiler, 1963). У этого вида, кроме двуполой диплоидной расы, существуют диплоидная и тетраплоидная расы с рассматриваемым типом телитокии. Интересен этот случай тем, что у чешуекрылых самки являются гетерогаметным полом, так что механизм, приводящий к гомозиготизации, дает в потомстве особей типа XX (самцы) и YY (вероятно, летальны). У птиц, у которых самки также являются гетерогаметным полом, эта трудность оказывается столь значительной, что препятствует созданию непрерывных телитокических линий посредством искусственного отбора. Олсену (Olsen, 1965) удалось значительно повысить частоту вылупления птенцов из неоплодотворенных яиц в одной линии индюков, однако обычно эти птенцы оказывались самцами.

Сопоставление данных по индюкам и по таким видам, как *S. triquetrella* или *D. mercatorium* и *D. mangabeirai*, показывает, что возникновение эффективного и действительно механизма аутомиктического партеногенеза — дело непростое, а следовательно, событие это весьма маловероятно.

Однако не всегда аутомиктический механизм реализуется именно с помощью слияния несестринских пронуклеусов. Например, у энхитрид (*Oligochaeta*) телитокия (в тех случаях, когда она имеет место) является обычно результатом супрессии второго деления созревания (Christensen, 1961), т. е. процесса, генетически эквивалентного слиянию сестринских пронуклеусов. В этом случае можно ожидать возникновения гомозиготности по всем локусам, находящимся между центромерой и первой хиазмой. Являются ли энхитриды устойчивыми, невосприимчивыми в отношении вредных эффектов гомозиготности, или у них существует

некий механизм, обеспечивающий сохранение гетерозиготности, — неясно. Может быть, имеет отношение к делу то обстоятельство, что большинство телитокических линий представляют собой четночисленные полиплоиды. Было бы интересно исследовать в этих и других аутомиктических популяциях полиморфизм по изоферментам.

В противоположность аутомиксису характерной особенностью апомиксиса является сохранение генетической гетерозиготности, причем степень гетерозиготности может возрастать в результате мутаций и после установления партеногенеза. Уайт (White, 1973 и ранее), Стеббинс (Stebbins, 1950) и другие авторы считают, что в этой способности сохранять неизменными хорошо адаптированные гетеротические генотипы состоит основная причина эволюционного «успеха» апомиксов. Апомиксис широко распространен у животных. У долгоносиков он является, насколько это известно, единственным механизмом размножения (долгоносики — это единственная среди жуков группа, в которой телитокия распространена повсеместно). Апомиксис встречается также, например, у перепончатокрылых, червецов, двукрылых, прямокрылых, ракообразных, нематод и олигохет. Список этот не претендует на полноту. Кроме того, важно помнить, что подавляющее большинство телитокических видов до сих пор не исследовано цитологически, поскольку оогенез — это далеко не самый простой для изучения хромосомного поведения процесс.

Наконец, можно упомянуть еще один механизм телитокии, хотя бы потому, что он встречается у наиболее преуспевающей группы среди партеногенетических позвоночных. Известно около 30 рас партеногенетических ящериц, принадлежащих пяти родам, в том числе стенные ящерицы *Lacerta*, гекконы *Hemidactylus* и американские вараны *Cnemidophorus* (Maslin, 1971). У *Cnemidophorus* (Cuellar, 1971) происходит премейотическое удвоение хромосом (эндомитоз), а затем — внешне нормальный мейоз с диплоидным (а в некоторых расах — с триплоидным) числом бивалентов, в результате чего ядра яиц получают родительский набор хромосом.

Генетические последствия этого процесса зависят от того, каким образом происходит образование бивалентов. Если (что весьма вероятно) пары образуют только сестрин-

ские хромосомы, этот процесс генетически эквивалентен апомиксису. Потомство остается генетически тождественным своим родителям и при этом сохраняется гетерозиготность. С другой стороны, если биваленты образуются несестринскими хромосомами, то гомозиготность нарастает. Основная причина, позволяющая считать, что пары формируются исключительно (или главным образом) из сестринских хромосом, состоит в том, что некоторые расы *Cnemidophorus* полностью состоят из особей, гетерозиготных по изотимным локусам и хромосомным перестройкам (Neaves, 1969).

Мейотический партеногенез, при котором хромосомный набор сохраняется в результате премейотического удвоения, а не постмейотического слияния, встречается и у беспозвоночных, например у австралийских прямокрылых *Moraba virgo* (White, 1966) и у партеногенетических земляных червей. Интересно, что *M. virgo*, как и некоторые расы *Cnemidophorus*, гетерозиготны по хромосомным перестройкам.

Природа партеногенеза у ящериц других родов не установлена. Кроме ящериц, партеногенез в природных популяциях позвоночных обнаружен лишь у костистых рыб *Poecilia* и *Poeciliopsis* и у саламандр *Ambystoma* (Cuellar, 1974). Среди представителей рода *Ambystoma* есть два диплоидных двуполых вида, *A. laterale* и *A. jeffersonianum*, и две триплоидные телитокичные формы, одна из которых обладает двумя наборами хромосом *laterale* и одним *jeffersonianum*, а вторая, наоборот, одним набором *laterale* и двумя *jeffersonianum*. Эти данные были подтверждены исследованием белков сыворотки крови (Uzell, Coldblatt, 1967). В основе телитокции здесь опять лежит премейотическое удвоение хромосом с последующим мейозом. Весьма интересной особенностью указанных организмов является то, что телитокические самки до откладывания оплодотворенных яиц должны спариться с самцом одного из двуполых видов. Иногда при этом сперма проникает в яйцо, стимулируя дробление, но не привносит генетического материала. Похоже, однако, что эти расы находятся на пути высвобождения из-под зависимости от двуполых видов, поскольку в некоторых местностях встречаются популяции, состоящие исключительно из одних телитокических самок.



У беспозвоночных спорадически встречается «гиногенез», т. е. такая форма размножения, при которой самки откладывают партеногенетические яйца только после спаривания с самцом. Эта же особенность характерна для партеногенеза рыб *Poecilia* и *Poeciliopsis*. *Poecilia formosa* представляет собой диплоидный телитокический вид, возникший, вероятно, в результате гибридизации между двумя симпатрическими двуполовыми видами. Тип телитокии неизвестен, но развитие икры возможно лишь после контакта со спермой одного из этих двуполовых видов.

Еще более сложна ситуация у *Poeciliopsis* (Schultz, 1969, 1973). Два двуполовых вида, *P. lucida* и *P. monacha*, породили три триплоидные телитокические формы способом, аналогичным описанному выше для триплоидных *Ambystoma*. Кроме того, существует биотип, представленный исключительно диплоидными самками, занимающий промежуточное положение между двумя двуполовыми видами. Эти самки спариваются с самцами двуполовых видов и дают потомство женского пола, в котором проявляются как гены самок, так и гены самцов. Однако во время мейоза гены самцов элиминируются и передаются лишь гены самок.

Что можно сказать о возникновении партеногенеза? Как мы видели, аутомиктический партеногенез спорадически встречается у многих организмов, и частота его в принципе может увеличиваться под действием искусственного отбора. Однако генетические последствия аутомиксиса таковы, что аутомиктические линии вряд ли могут закрепиться в природных условиях, прежде чем у них не произойдут дополнительные генетические изменения, предотвращающие гомозиготизацию или смягчающие ее вредные последствия.

Легче себе представить, как могла возникнуть апомиктическая телитокия или мейотическая телитокия с премейотическим удвоением хромосом. Связь между телитокией и межвидовой гибридизацией у позвоночных (*Poecilia*, *Poeciliopsis*, *Ambystoma*, некоторые расы *Cnemidophorus*) наводит на мысль, что гибридизация, сводя несовместимые хромосомные наборы, неспособные либо к образованию полноценных бивалентов, либо к правильному расхождению, может быть причиной партеногенеза. Куэллар (Cuellar 1974) привел убедительные доводы против этого положения, указав на то, что физиологически неправильное поведение

хромосом в мейозе вряд ли может быть причиной эндомитоза, происходящего до мейоза. Сам он склонен считать, что сначала произошло накопление генетических модификаторов, вызвавших эндомитоз и партеногенетическое развитие, что и привело к возникновению аутодиплоидных рас. Гибридизация между самками такой расы и самцами различных двуполых видов могла затем привести к возникновению триплоидной расы; модификаторы, уже накопленные диплоидной расой, гарантировали партеногенетическое размножение расы триплоидной.

Партеногенетические расы *Ambystoma* и *Poeciliopsis*, а также триплоидные биотипы *Cnemidophorus* вполне могли возникнуть именно таким способом. Действительно, как указывает Уайт (White, 1973), единственный путь возникновения триплоидной разновидности, который легко представить, — это оплодотворение диплоидного яйца спермой гаплоидного самца. Отдельные виды *Cnemidophorus*, возможно представляют собой аутодиплоидную стадию этого процесса. Так, например, *C. lemniscatus* на некоторых территориях представлен хромосомно и морфологически неразличимыми разновидностями, размножающимися половым путем и телитокически; других близких двуполых видов на этих территориях нет (Vanzolini, 1970). Существуют, однако, две диплоидные хромосомно гетероморфные разновидности, *C. neomexicanus* и *C. cozemula*, являющиеся тем не менее гибридами между ныне существующими двуполыми видами. Их возникновение трудно объяснить на основе взглядов Куэллара, согласно которым телитокия развивается внутри вида.

По-видимому, не вызывает сомнения, что *Poecilia formosa* — вид гибридного происхождения. Куэллар, однако, подчеркивает, что в результате гибридизации двух гипотетических родительских видов возникли гибриды, морфологически действительно неотличимые от *P. formosa*, но принадлежащие к обоим полам, а не партеногенетические. Гибридизации как таковой еще недостаточно для возникновения партеногенеза.

Нецитологу очень трудно бывает воспринимать и осмысливать факты, касающиеся партеногенеза у животных. При написании этого раздела я руководствовался в основном работой Уайта (White, 1973) и обзорными статьями в

American Zoologist, 11 (1971). Главное впечатление, которое я при этом вынес, состоит в следующем: хотя самка нормального двуполого вида довольно часто откладывает яйца, развивающиеся без оплодотворения, тем не менее возникновение разновидности, в которой самки регулярно производят на свет партеногенетическое потомство с высокой генетической приспособленностью, весьма маловероятно.

### В. ПАРТЕНОГЕНЕЗ У РАСТЕНИЙ

Первая трудность, с которой сталкиваешься, сравнивая партеногенез у растений и животных, возникает из-за использования в этих двух областях совершенно разной терминологии. Например, Стеббинс (Stebbins, 1950) применяет термин «апомиксис» для обозначения всех форм вегетативного размножения безотносительно к тому, продуцируются при этом семена или нет, тогда как под «партеногенезом» он понимает специальную форму размножения, при которой диплоидные яйца развиваются без оплодотворения. Таким образом, для Стеббинса партеногенез — это частный случай апомиксиса, тогда как для Уайта апомиксис — это частный случай партеногенеза.

Ясно, что выработать на этой основе единую терминологию невозможно, но, к счастью, нам это и не нужно. По крайней мере для цветковых растений все типы бесполого размножения, известные в природе, ведут к одним и тем же генетическим последствиям: возникающее потомство генетически тождественно родительскому растению.

Бесполое размножение может происходить без семян — с помощью луковиц, выводковых почек, отводков, «усов» и т. п. и обычно характерно для растений, способных также и к половому размножению. Этот тип бесполого размножения имеет лишь косвенное отношение к теме нашего обсуждения. Действительно, организм, полностью отказавшийся от производства семян, утрачивает не только генетические преимущества полового размножения (если таковые существуют), но в значительной степени и способность к расселению своего потомства. Таким образом, существование многих видов, размножающихся и семенами, и вегетативно, не имеет отношения к «балансовой» теории. Важно,



однако, то, что в жизненном цикле есть фаза расселения и расселяющиеся формы возникают в результате полового процесса, а расселение — это та стадия жизненного цикла, на которой организм может столкнуться с непредвиденными условиями обитания.

Нас интересуют главным образом виды, у которых без участия полового процесса образуются семена. Это может происходить различными способами. Диплоидный зародыш может возникать из диплоидной спорофитной ткани хозяина без участия какой бы то ни было гаметофитной стадии. Наоборот, диплоидный гаметофит может возникать амеиотически, а это в свою очередь приведет к возникновению зародыша либо из яйца (диплоидного), либо из какой-нибудь другой ткани гаметофита. Однако с точки зрения генетики все эти различия несущественны; потомство во всех случаях остается генетически тождественным родителям.

Важно помнить, что у подавляющего большинства цветковых растений цветки гермафродитны и что апомиктические разновидности, вероятно, возникают именно из таких видов. Этот факт приводит к важным последствиям. Во-первых, он позволяет объяснить отсутствие аутомиктического партеногенеза: если аутомиксис дает гермафродитам селективные преимущества, то тот же самый результат может быть достигнут более просто переходом гермафродита к самоопылению. Этот путь в процессе эволюции был пройден многократно.

Второе следствие гермафродитизма состоит в том, что апомиктические мутанты не получают автоматически двукратного преимущества, поскольку генетические изменения, ответственные за переход к партеногенезу, не подавляют производства пыльцы. Таким образом, для того чтобы преимущества бесполого размножения реализовались в полной мере, требуются дополнительные эволюционные изменения.

Третьим следствием гермафродитизма является существование в апомиктических растительных комплексах «псевдогамии». Так, например, апомиктические растения рода *Roa* и большинство разновидностей *Potentilla* продуцируют функциональную пыльцу, и образование семян происходит только после оплодотворения. Потомство, однако, обладает лишь материнскими признаками. Пыльца служит

только для оплодотворения ядра, ведущего к образованию эндосперма, — той ткани семени, которая служит резервом питательных веществ. Это явление напоминает гиногенез, обнаруженный у *Poecilia* и других животных, однако его эволюционное значение совершенно иное. У животных область обитания гиногенетических разновидностей ограничена ареалом двуполого родительского вида, и единственно возможное эволюционное будущее для них — это переход к автономному партеногенезу. Напротив, у растений псевдогамия, по-видимому, обладает большим по сравнению с обычным апомиксисом эволюционным потенциалом. Этот вопрос обсуждается ниже на стр. 91—93.

У растений апомиксис обычно бывает связан с полиплоидией и свидетельствует о происхождении апомиктических форм от гибридов между видами или по крайней мере между экотипами (Stebbins, 1971). Нет оснований полагать, что для растений гибридизация как таковая является причиной апомиксиса в большей степени, чем для животных. Связь с гибридизацией, возможно, обусловлена тем, что растения с гибридным генотипом могут приспособиться к новому местообитанию, так что возникновение апомиксиса у такого растения может увеличить его шансы на выживание. Связь с полиплоидией может объясняться тем, что возникновение полиплоидного генотипа у апомиктического растения не приводит (в отличие от видов, размножающихся половым путем) к бесплодию.

В данном контексте ключевыми являются следующие вопросы.

1. Как часто возникают новые апомиктические мутанты?
2. Насколько распространен факультативный апомиксис?

Второй вопрос обсуждается в разд. Д данной главы; на первый же вопрос ответить довольно трудно. Бесполое размножение растений с помощью семян не сталкивается с трудностями, характерными для партеногенеза у животных; в частности, оно не приводит к возникновению нежизнеспособных гомозиготных генотипов. В процессе эволюции возникло множество различных типов эффективного амеиотического апомиксиса. Отметим, что по крайней мере у некоторых высших растений новый организм может развиться из единичной соматической клетки (Street, 1974),

тогда как для высших животных это, по-видимому, исключено. Существуют данные, свидетельствующие о том, что у животных мейоз обычно является необходимым предварительным условием развития и дифференциации, и поэтому амейотический партеногенез легко возникнуть не может, тогда как у растений нет причинной связи между мейозом и сохранением тотипотентности. Отсюда, по-видимому, следует, что возникновение новых апомиктических разновидностей у растений происходит чаще, чем у животных, хотя прямых данных на этот счет я не знаю. Если это действительно так, то для растений легче объяснить поддержание полового размножения посредством «группового отбора».

#### Г. ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ

Как велики могут быть эволюционные изменения в рамках партеногенетических линий? Существует два подхода к ответу на этот вопрос: можно исходить либо из таксономического распределения ныне существующих партеногенетических форм, либо из диапазона изменчивости в рамках отдельных партеногенетических разновидностей.

Один из общепринятых основополагающих тезисов эволюционной теории состоит в том, что спорадичность таксономического распределения партеногенетических форм свидетельствует об их эволюционной обреченности на вымирание. Я не считал бы необходимым заново обсуждать это утверждение, если бы оно не было недавно подвергнуто сомнению Уильямсом (Williams, 1975). Он высказал два положения: во-первых, вымирание отнюдь не всегда является результатом утраты эволюционного потенциала; во-вторых, наблюдаемое таксономическое распределение может быть обязано случаю.

Что касается первого положения, то лучше всего его можно проиллюстрировать, приведя яркий, хотя и гипотетический, пример самого Уильямса. Предположим, пишет он, что некогда существовал вид блох, паразитировавший на странствующем голубе. Теперь этот голубь вымер. Никакой генетический механизм, обеспечивающий возможность более быстрой эволюции, не мог бы спасти блох от



вымирания, поскольку он был способен лишь ускорить приспособление к образу жизни, обреченному на исчезновение. Другими словами, большинство видов вымирает не из-за утраты эволюционного потенциала, а из-за того, что перестает существовать их экологическая ниша, и они разделяют ее судьбу.

Ясно, что некоторые виды (а возможно, даже многие из них) действительно вымирают по этой причине. Однако логически вполне допустимо, что хотя *большинство* видов вымирает вследствие исчезновения их экологической ниши, *все* партеногенетические виды обречены на вымирание в результате утраты эволюционного потенциала, даже если их экологические ниши остаются неизменными. Я еще вернусь к этому вопросу после обсуждения проблемы таксономического распределения.

Уильямс указывает, что если с помощью ЭВМ моделировать случайный процесс вымирания и видообразования, то в результате получится филогенетическое древо, у которого начало многим новым «побегам» дает лишь ограниченное число ветвей. При взгляде на такое древо у наблюдателя, неосведомленного в том, что процесс вымирания и видообразования был случаен, создается впечатление, что именно эти ветви обладали каким-то важным экологическим преимуществом, отсутствовавшим у других, не „преуспевших” ветвей. Так как же установить, определяется ли наблюдаемое распределение партеногенетических разновидностей только случайностью вымирания? Очевидный способ, по-видимому, состоит в том, чтобы сравнить распределение телитокических и арренотокических видов. Если генетическая система не влияет на вероятность выживания видов, распределения должны быть одинаковыми. В действительности они различаются.

Все существующие арренотокические виды могут быть отнесены всего лишь к восьми ветвям филогенетического древа, причем шесть из этих ветвей принадлежат классу насекомых. Преимущественно из арренотокических видов, за несколькими исключениями, состоит отряд перепончатокрылых. Много арренотокических видов включает отряд трипсов (*Thysanoptera*), сходный, по-видимому, с перепончатокрылыми, но изученный гораздо меньше. Среди представителей отряда равнокрылых (*Homoptera*) арренотокической

является триба Iceryini; арренотокичны также некоторые виды алейродид (семейство Aleurodidae). В отряде жестоккрылых (Coleoptera) арренотокическими являются несколько видов жуков-короедов рода *Xyleborus* и вид *Micromalthus debilis*; последний является единственным арренотокическим видом в своем семействе. За пределами класса насекомых преимущественно арренотокическими (за исключением нескольких телитокических видов) являются представители отряда коловраток Monogononta. Наконец, много арренотокических семейств и подсемейств есть среди клещей (Acarini); возможно, такой способ размножения возник в рамках отряда лишь однократно. Таким образом, из восьми перечисленных примеров семь относятся к семействам или более крупным таксономическим группам, а восьмой — к таксономически изолированному виду.

Напротив, даже если считать, что партеногенетические комплексы, состоящие из большого числа близкородственных видов, происходят от единого предка (а это может быть и неверно — см. стр. 78—82), то и тогда приходится допустить, что партеногенетические формы возникали независимо от многих сотен различных предковых. Однако, за одним важным исключением, не существует примеров тому, чтобы крупная таксономическая единица (ранга подсемейства или выше) состояла преимущественно из телитокических популяций, как не существует таксономически изолированных телитокических видов наподобие *Micromalthus* среди арренотокических. Напротив, большинство телитокических популяций имеет близкие аналоги среди ныне существующих двуполых форм, о чем говорилось выше в другом контексте. То же самое положение можно проиллюстрировать и более выразительным примером: известно двадцать восемь облигатно телитокических разновидностей сеноедов; они принадлежат к тринадцати различным семействам, причем в двенадцати из двадцати восьми случаев двуполовая и партеногенетическая формы существуют в рамках одного номинального вида (Mockford, 1971). В принципе аналогичная картина наблюдается и у растений.

В высшей степени интересное исключение из общего правила представляют собой пъявковидные коловратки. В этом отряде коловраток вообще не обнаружено самцов. Такой характер размножения разительно отличается от



всего наблюдаемого в животном и растительном царствах, и даже возникает искушение предположить, что пьювковидные приспособились осуществлять обмен генами каким-то другим, отличным от полового размножения способом. Данных, которые подтверждали бы такую спекулятивную точку зрения, в настоящее время не существует, и, чтобы выяснить этот вопрос, совершенно необходимо провести дополнительные исследования.

Не вызывает сомнений, что даже если принять во внимание пьювковидных коловороток, таксономические распределения у телитокических и арренотокических видов будут совершенно разными. Эти факты полностью подтверждают общепринятую точку зрения, согласно которой партеногенетические разновидности обречены на быстрое вымирание. Они представляются мне достаточно убедительными, чтобы свидетельствовать о том, что вымирание почти всегда является неизбежным следствием утраты эволюционного потенциала. Это можно расценивать как подтверждение теории «Черной Королевы» Ван Валена, в соответствии с которой каждый вид должен непрерывно эволюционировать, чтобы избежать вымирания вследствие эволюции его конкурентов, хищников и паразитов.

Подход с позиций теории «Черной Королевы» может помочь объяснить вопиющий парадокс, обсуждаемый в книге Уайта (White, 1973): телитокические виды могут иметь ограниченное время существования, однако часто географически они бывают расселены более широко, чем их двуполые конкуренты [в качестве примера см. Mockford, 1971 (сеноеды); Suomalainen, 1950 (жуки-долгоносики); Stebbins, 1950 (растения).] Один отдельно взятый генотип может обладать достаточно широким диапазоном физиологической толерантности в силу двукратного преимущества, обусловленного отсутствием самцов, а также дополнительного преимущества, связанного с тем, что одна-единственная особь может быть основателем колонии в новом местообитании, для того чтобы успешно противостоять конкуренции на обширном ареале. Однако тот же самый генотип вряд ли будет резистентным в отношении паразита, приобретшего в процессе эволюции новые биохимические свойства:

Второй подход к вопросу о том, в какой степени партеногенетические клоны способны к эволюционной адаптации,



состоит в рассмотрении диапазонов изменчивости в рамках таких клонов. К сожалению, указанный подход немедленно сталкивается с трудностью, состоящей в том, что никогда не известно, действительно ли различные биотипы происходят от одного партеногенетического корня или различия между ними попросту отражают полифилетичность происхождения.

У растений апомиктические разновидности встречаются, как правило, не в виде единообразных и изолированных популяций, а в виде групп таксономически родственных, но различающихся биотипов. Род *Taraxacum* (одуванчики) включает около 2000 апомиктических и 50 двуполых видов. Все двуполые виды диплоидны, характеризуются, как правило, самонесовместимостью и обладают ограниченными и разрозненными ареалами в западной и центральной Азии и в Средиземноморье. Апомиктические разновидности расселены по всей Европе и Азии и проникают в арктическую зону Северной Америки; одна арктическая форма обнаружена также на южной оконечности Южной Америки и в Новой Зеландии. В эти регионы они, вероятно, проникли еще в меловом периоде, до того, как континенты разошлись в процессе дрейфа.

Все апомиктические разновидности полиплоидны, в основном триплоидны или тетраплоидны. У многих видов образуется редуцированная пыльца, но у некоторых она не возникает совсем. Подавляющее большинство видов продуцирует лишь нередуцированные яйцеклетки, генетически тождественные родительскому растению и развивающиеся без оплодотворения, хотя некоторые триплоидные разновидности являются факультативно апомиктическими. У них формируются и нередуцированные, и редуцированные яйцеклетки, способные развиваться лишь после оплодотворения. Множество гибридов было получено экспериментально. Гибриды между двуполыми видами плодовые и остаются двуполыми, тогда как формы, полученные в результате опыления яйцеклетки двуполого вида пыльцой апомиктического вида, являются плодовитыми, но апомиктическими. В природных условиях гибриды встречаются редко, поскольку ареалы двуполых видов почти не пересекаются с ареалами апомиктических видов, производящих полноценную пыльцу.

Ричардс, из обзора которого заимствованы эти факты (Richards, 1973), считает, что род *Taraxacum* возник в меловом периоде, вероятно, в западных Гималаях, и положил начало быстрому образованию апомиктических разновидностей с широким географическим распространением. Он полагает, однако, что большинство современных апомиктических разновидностей (в том числе британский одуванчик, относительно недавно интродуцированный в США) возникло в результате гибридизации после окончания последнего оледенения, когда двуполые виды стали расселяться на север в районы, заселенные апомиктическими разновидностями, адаптировавшимися к арктическим условиям и способными быть опылителями.

Эти примеры иллюстрируют сложность агамных комплексов у растений. Как далеко идет эволюция в бесполой популяциях (если она вообще возможна), сказать трудно. С этой точки зрения весьма интересно было бы исследовать южные формы, долгое время изолированные от всего остального комплекса. Совершенно непонятно, как в столь многих апомиктических разновидностях продолжают сохраняться яркие желтые цветки и продуцируется полноценная пыльца.

Для апомиктических растений характерно образование видовых комплексов, состоящих из апомиктических и двуполых разновидностей, причем апомикты обычно полиплоидны и более широко распространены географически по сравнению с двуполыми формами. Примерами тому, кроме приведенных выше, могут служить роды *Crepis* в Северной Америке, а также *Hieracium* и *Antennaria*. Другие апомиктические комплексы, такие, как *Rubus*, подрод *Eubatus* (ежевика), *Poa* и *Potentilla*, отличаются от *Taraxacum* тем, что многие апомиктические разновидности являются факультативными апомиксами и способны к обмену генами. Эта ситуация подробнее обсуждается ниже на стр. 91—93. Изучение апомиктических комплексов у растений подтверждает, что внутри клонов происходят лишь небольшие эволюционные изменения. Стеббинс (Stebbins, 1971) считает, что диапазон изменчивости апомиктических форм всегда ограничен группами двуполых или факультативно апомиктических видов, способных к гибридизации и взаимному обмену генами.

Менее однозначна точка зрения на происхождение изменчивости в апомиктических комплексах животных. Симулииды *Cnephia mutata* представляют собой двуполый диплоидный вид с колоссальным разнообразием триплоидных партеногенетических биотипов, различающихся по хромосомной структуре (Basgur, Rothfels, 1956). Авторы склонны считать, что изменчивость возникла в рамках партеногенетической популяции, однако не могут исключить и полифилетическое происхождение отдельных разновидностей.

Хотя *Cnephia* представляет собой крайний случай (по меньшей мере для животных), существование в рамках партеногенетического комплекса множества биотипов является правилом. В нескольких случаях представляется очевидным возникновение такой изменчивости внутри клона. Например, *Moraba virgo* (апомикс с премейотическим удвоением числа хромосом, см. стр: 68) обладает характерным кариотипом, гетерозиготным по хромосомным перестройкам, однако в двух маленьких участках ареала типичный хромосомный набор пополнен новыми хромосомными перестройками (White, 1966). Таким образом, в рамках клона может происходить некоторая эволюция. Вопреки этому, указывает Уайт, *M. virgo* характеризуется относительно однотипной окраской, тогда как большинство других представителей этого подсемейства в высшей степени полиморфны. Заслуживает внимания еще один довод, выдвигаемый Уайтом для того, чтобы показать относительно малый масштаб хромосомной изменчивости в клонах (White, 1973). Телитокические представители отряда Diptera часто бывают гетерозиготны по инверсиям. Все эти инверсии, однако, относятся к парацентрическому типу, широко распространенному и в популяциях двуполых представителей отряда. Перицентрические инверсии в двуполых популяциях отсутствуют, поскольку они снижали бы плодовитость самок с таким генотипом. Вообще говоря, перицентрические инверсии не должны были бы обладать таким же эффектом в отношении телитокических самок. Таким образом, отсутствие перицентрических инверсий у телитокических разновидностей указывает на то, что хромосомная эволюция в телитокических популяциях двукрылых насекомых не идет.



В некоторых случаях имеются более прямые данные по близкому генетическому сходству между членами партеногенетических разновидностей. Куэллар (Cuellar, 1976) провел эксперименты по пересадке кожи между двадцатью особями ящериц *Cnemidophorus uniparens*, принадлежавшими двум отдельным популяциям. Пересадки были успешными в 98,8%; это свидетельствует о том, что все особи были генетически идентичны по соответствующим локусам.

Возможно, вид *C. uniparens* возник совсем недавно. Паркер и Зеландер (Parker, Selander, 1976) с помощью электрофореза обнаружили, что другой партеногенетический «вид», *C. tessellatus*, более изменчив. Этот вид состоит из диплоидных гибридов между двумя диплоидными видами и триплоидных гибридов между диплоидными *C. tessellatus* и третьим двуполом видом. Авторы изучили ферменты по двадцати одному локусу. Все триплоиды оказались принадлежащими к одному клону, что наводит на мысль об их общем происхождении, но при этом обнаружено двенадцать различных диплоидных биотипов. Эти данные проще всего объяснить, предположив, что имело место пять различных актов гибридизации. Еще четыре биотипа возникли, вероятно, в результате рекомбинаций в клоне. Как указывалось ранее, у ящериц *C. tessellatus* происходит премейотическое удвоение числа хромосом. Следовательно, образование пар между несестринскими хромосомами может приводить к возникновению новых генетических вариантов в результате рекомбинации. Наконец, последние три биотипа возникли, по-видимому, в результате мутаций в клоне. Каждый из них встречается только в определенной местности. К сожалению, возраст *C. tessellatus* неизвестен; он может быть больше 10 000 лет, а может составлять всего несколько столетий.

Согласно Локки и др. (Lokki et al., 1975), вид *Solenobia triquetrella* включает множество электрофоретически различающихся клонов, однако авторы считают, что это скорее свидетельствует о разном происхождении клонов, чем об эволюции в клонах. С другой стороны Суомалайнен и Саура (Suomalainen, Saura, 1973) полагают, что множество электрофоретически различающихся клонов партеногенетического жука-долгоносика *Otiorrhynchus scaber* возникло в процессе эволюции в рамках партеногенетической линии. Их данные согласуются с этой гипотезой, однако, по-видимому,

не исключают и множественного происхождения. И в роде *Solenobia*, и в роде *Otiorrhynchus* партеногенетические линии географически широко распространены, тогда как диплоидные двуполые формы представляют собой реликты, ареал которых ограничен Альпами.

Д. ЦИКЛИЧЕСКИЙ И ФАКУЛЬТАТИВНЫЙ ПАРТЕНОГЕНЕЗ:  
АРГУМЕНТЫ В ПОЛЬЗУ БАЛАНСОВОЙ ТЕОРИИ

Самый веский довод в пользу существования быстро реализующегося преимущества полового размножения над партеногенетическим был выдвинут Уильямсом (Williams, 1975) и основывается на существовании «баланса» между половым и партеногенетическим типами размножения. Действительно, если в популяции одновременно реализуется и половое, и партеногенетическое размножение, это означает, что половая форма размножения должна обладать преимуществом, противостоящим известному двукратному преимуществу партеногенеза. Следует ожидать, что естественный отбор будет при этом постепенно изменять относительную частоту полового и бесполового размножения до тех пор, пока не установится равновесие между преимуществами обоих способов размножения. То же самое соображение можно сформулировать и иначе: групповой отбор может поддерживать половое размножение, элиминируя партеногенетические разновидности, если последние возникают достаточно редко, но не может поддерживать равновесие между двумя способами размножения, если только вымирание целых групп не происходит крайне часто.

Это соображение представляется весьма убедительным, однако использовать его на практике оказывается не так-то просто. Существуют три ситуации, к которым указанное соображение имеет непосредственное отношение.

1. *Циклический партеногенез*, при котором половое и бесполое размножение регулярно сменяют друг друга. В этом случае «балансовое» рассуждение состоит в следующем: если члены популяции способны к бесполому размножению, то довольно часто должны возникать мутации, приводящие к тому, что размножение будет всегда беспо-

лым, и, если только отсутствует быстро реализующееся преимущество в пользу полового размножения, эти мутации должны немедленно закрепляться индивидуальным отбором вследствие двукратного преимущества партеногенеза.

2. *Факультативный партеногенез*, при котором все (или некоторые) самки в популяции способны откладывать как оплодотворенные, так и полноценные неоплодотворенные яйца. Ход рассуждений следующий: в отсутствие быстро реализующегося преимущества полового размножения в популяции должны возникать и закрепляться в результате действия индивидуального отбора мутации, изменяющие относительную частоту этих двух процессов у отдельных самок.

3. *Сосуществование двуполых и партеногенетических линий*. Ход рассуждений следующий: если бы двуполые линии не обладали некоторым быстро реализующимся преимуществом, то они элиминировались бы.

Первые два из этих явлений обсуждаются в данном разделе, третье будет рассмотрено ниже, в разд. Е.

#### Циклический партеногенез.

Удобнее всего рассматривать данные, касающиеся дафнии (*Daphnia*) — мелкого рачка, широко распространенного в прудах и озерах. Популяции, состоящие из одних самок, могут размножаться неограниченно долго. Существуют генетические данные, согласно которым в основе партеногенеза лежит апомиксис. Из отложенных яиц немедленно вылупляются самки. Иногда под воздействием внешних условий, природа которых не ясна, из яиц вылупляются партеногенетические самцы и самки. Они скрещиваются, и самки откладывают особые «зимние яйца», которые сразу не развиваются, а опускаются на дно пруда. Если пруд пересыхает, погибают все стадии жизненного цикла, кроме зимних яиц. Если затем пруд снова наполняется водой, вылупляющиеся из зимних яиц особи образуют новую популяцию.

Янг (Young, 1976), основываясь на работе Геберта (Hebert, 1974), обнаружил, что в популяции, которая развивается во вновь наполненном водой пруду, по трем ферментным локусам приблизительно выполняется отноше-



ние Харди—Вайнберга. Это согласуется с точкой зрения, согласно которой указанная популяция лишь недавно возникла из зимних яиц, отложенных в результате двуполого размножения. По прошествии нескольких месяцев все гомозиготы по этим локусам исчезли из популяции, вероятно, в результате элиминации отбором, однако продолжало существовать множество различных высокогетерозиготных клонов. Необъясненная особенность результатов Янга состоит в том, что эти клоны продолжали сосуществовать в течение двух последующих лет, причем их относительные частоты претерпевали лишь слабые флуктуации. Этот факт трудно согласовать с концепцией конкурентного исключения.

Прежде всего следует подчеркнуть, что яйца, образующиеся в процессе партеногенетического и полового размножения, играют разную экологическую роль. Линии, в которых возникают лишь партеногенетические яйца, не могут пережить происходящее время от времени пересыхание прудов, и у них отсутствует стадия расселения, позволяющая колонизовать новые пруды. На первый взгляд это обстоятельство ослабляет убедительность рассуждения о «балансе»: для того чтобы отказаться от полового размножения, не обязательно должна произойти мутация, подавляющая двуполоую стадию развития, — достаточно мутации, которая бы позволяла самкам откладывать зимние яйца партеногенетически.

Упомянутые генетические изменения не так уж редки. Банта (Banta, 1925) описал обитающую на острове Лонг-Айленд популяцию *D. pulex*, которая состоит из одних самок, способных откладывать зимние яйца партеногенетически. Позже Цаффаньини и Сабелли (Zaffagnini, Sabelli, 1972) описали апомиктическое развитие зимних яиц у арктического вида *D. middendorffiana*, для которого такое размножение является типичным. Эти же авторы дали обзор других находок такого рода и пришли к заключению, что образование зимних яиц в отсутствие самцов широко распространено у арктических видов и иногда встречается в более южных популяциях.

Таким образом, возможны два альтернативных объяснения циклическому партеногенезу у дафний. Объяснение, основывающееся на групповом отборе, состоит в том, что

линии, подобные *D. middendorffiana*, вымирают. При возникновении такие линии обладают двукратным преимуществом над размножающимися половым путем конкурентами за счет отсутствия самцов. Возникают они очень редко. Объяснение на основе «баланса» состоит в том, что полностью партеногенетические мутации возникают довольно часто, но обычно их фиксации в популяции препятствует наличие некоего быстро реализующегося преимущества линий, размножающихся половым путем. Линии, подобные *D. middendorffiana*, необычны тем, что в этом случае полностью партеногенетическая форма обладает быстро реализующимся селективным преимуществом.

Какое из объяснений правильно? Представляется убедительной аргументация в пользу «балансовой» гипотезы, особенно если учесть широкую распространенность полностью партеногенетических линий. Возможно, стоит отметить, что жизненный цикл видов, подобных *Daphnia*, делает весьма вероятным появление в таких видах быстро реализующегося преимущества полового размножения (причины этого будут обсуждаться в гл. 6). Такая интерпретация подтверждается данными Янга по сильному межклональному отбору, хотя при этом остается нерешенным вопрос о том, как могут сосуществовать многие клоны.

Прежде чем расстаться с ракообразными, следует упомянуть недавние работы по связи между давлением хищников и характером жизненного цикла. В одном и том же клоне ракообразных без участия полового размножения могут в ответ на изменение внешних условий возникать различные морфологические формы, в том числе формы, характеризующиеся наличием или отсутствием шипов на щитке. Это явление «цикломорфизма» (Hutchinson, 1967), по видимому, связано с изменениями давления хищников. Так, например, Керфут (Kerfoot, 1974) показал, что озеро Мичиган летом, когда основными хищниками являются рыбы, поедающие относительно крупных особей, яйца и взрослые особи рачка *Bosmina longirostris* бывают мелкими, а поздней осенью, когда основными хищниками становятся беспозвоночные, нападающие на относительно мелких особей, яйца и взрослые рачки бывают крупнее. В этом случае характер выедания хищниками рачков меняется во времени и сопровождается изменениями в характере разви-

тия особей. У циклически партеногенетических коловраток (см. ниже) часто встречаются сходные морфологические изменения. Присутствие хищников в воде может приводить к тому, что самки станут производить на свет более «колочее» потомство.

В тропических озерах характер хищничества не меняется во времени, но может обладать пространственной гетерогенностью. Такая гетерогенность в первую очередь приводит к генетическим различиям между клонами. Зарет (Zaret, 1972) описал две формы рачка *Ceriodaphnia cornuta* из одного озера в Панаме. В открытых водах встречается только безрогая форма с высокой скоростью размножения. В прибрежных водах, где много питающейся планктоном рыбы, обитает также и «рогатая» форма. Эти формы представляют собой различные клоны или группы клонов. Самцы не обнаружены (возможно, потому, что в тропическом озере нет необходимости в зимних яйцах).

Какое значение имеет стадия полового размножения в жизненном цикле вида? В случае когда в течение года сменяется множество поколений, ясно, что для популяций лучше отслеживать закономерные сезонные изменения внешних условий посредством изменений в характере онтогенеза, т. е. посредством цикломорфозов, чем с помощью генетических изменений в популяции. Лестер Ли поделился со мной следующим соображением: половое размножение важно тем, что создает новые клоны, поразному реагирующие на поступающие из окружающей среды сигналы, поскольку соотношение между характером хищничества и такими показателями, как температура или продолжительность фотопериода, может от года к году изменяться.

В основном такая же картина наблюдается и в других циклически партеногенетических группах. Всегда формы, размножающиеся половым и бесполом путем, играют разные экологические роли. Часто встречаются линии, утратившие фазу полового размножения.

У трематод апомиктический партеногенез характерен для стадии промежуточного хозяина, которым обычно являются улитки. Размножающиеся половым путем гермафродитные формы обитают, как правило, в окончательном хозяине — представителе позвоночных.



У коловраток отряда Monogononta жизненный цикл в точности совпадает с жизненным циклом дафний (Birky, Gilbert, 1971). Подобно дафниям, они обитают в пресной воде. Популяции, состоящие из одних самок, размножающихся партеногенетически (вероятно, посредством апомиксиса), могут существовать неограниченно долго. Партеногенетические яйца сразу развиваются. Иногда под влиянием высокой плотности популяции партеногенетически возникают самки, способные к половому размножению. Если эти самки не скрещиваются в течение первых нескольких часов жизни, они откладывают неоплодотворенные яйца, из которых возникают гаплоидные самцы. Если же самки скрещиваются, то откладывают диплоидные «зимние яйца», экологическая роль которых та же, что и у зимних яиц дафний, т. е. эти яйца сразу не развиваются, а в конечном счете дают начало новым линиям партеногенетических самок. Нередко половое размножение полностью утрачивается. Можно было бы предположить, что наиболее часто это происходит в озерах, в которых необходимость в «выносливых» яйцах минимальна. Однако описан по меньшей мере один случай (Ruttner-Kolisko, 1946, цитирую по Gilbert, 1974), когда зимние яйца откладывались партеногенетически, без участия самцов.

У орехотворок (Cynipidae) обычно в течение года сменяются два поколения: одно летнее — партеногенетическое и одно зимнее, размножающееся половым путем. В этом случае также имеются экологические различия в типе и расположении галлов, образуемых половой и партеногенетической формами, и также нередко встречаются полностью партеногенетические линии.

Наиболее сложен механизм циклического партеногенеза у тлей. Здесь не только существуют экологические различия между половой и партеногенетической формами, но обычно имеется множество различающихся экологически партеногенетических форм, более или менее закономерным образом сменяющих друг друга. Как и в других группах с годовым циклом, у тлей известно множество полностью бесполой линий. Особенно часто они встречаются у тлей, обитающих на растениях, которые выращивают в теплицах, поскольку в этом случае отсутствует зимующая стадия годового цикла. Однако представляется правдоподобным и существование

экологических форм, способных нормально партеногенетически развиваться из оплодотворенных яиц.

Какой вывод следует из всего изложенного? Существование описанных циклически партеногенетических видов хорошо согласуются с представлением о наличии быстро устанавливающегося равновесия между преимуществами половой и партеногенетической форм размножения. Более того, популяционная структура этих видов делает быстро реализующееся преимущество полового размножения довольно наглядным. Однако экологическая дифференциация между половой и бесполой фазами жизненного цикла не позволяет полностью исключить идею группового отбора.

#### Факультативный партеногенез

Когда в природных популяциях обнаруживается избыток самок, важно различать две возможности. С одной стороны, в популяции могут присутствовать самки, способные размножаться то апомиктически, то давать после оплодотворения в потомстве и самцов, и самок. В этом случае потомство, возникающее в результате как полового, так и бесполого размножения, обладает одинаковым разнообразием генотипов, и сосуществование этих форм в природе доказывает наличие быстро реализующегося преимущества полового способа размножения. С другой стороны, популяция может представлять собой смесь облигатно партеногенетически размножающихся особей с обычными самцами и самками, размножающимися половым путем. В этом случае партеногенетическая часть популяции обладает лишь ограниченным набором генотипов, и это может служить причиной ее неспособности вытеснить конкурентов, размножающихся половым путем (см. разд. Е).

У растений существование быстро устанавливающегося равновесия между преимуществами полового и бесполого способов размножения представляется очевидным по меньшей мере для нескольких видов. Примером может служить трава *Dichanthium aristatum* (Knox, 1967). Отдельные растения производят и гаплоидные яйцеклетки, требующие нормального оплодотворения, и диплоидные зародыши, генетически идентичные родительскому растению. Нокс обнаружил, что доля апомиктического потомства варьирует

от 60 до 90% в зависимости от продолжительности светлого времени суток. Это является иллюстрацией общего правила, согласно которому фенотипическое проявление признака может видоизменяться под влиянием внешних условий при наличии в то же время генетической изменчивости по данному признаку. Пример *D. aristatum* четко подтверждает соображения Уильямса о равновесии между преимуществами полового и бесполого размножения.

С животными ситуация менее ясна. Случаи развития некоторых яиц без оплодотворения не имеют отношения к проблеме, в особенности если это развитие аутомиктично. Существует одна группа животных, а именно насекомые-палочники (Phasmidae), у которых неоплодотворенные яйца, отложенные самками видов, размножающихся половым путем, зачастую развиваются нормально. У типично двуполых видов до 50% и более неоплодотворенных яиц могут давать потомство (Bergerard, 1962). Примером такого рода служит *Clitumnus extradentalis*, у которого мейоз протекает нормально, а восстановление полного хромосомного набора осуществляется в результате слияния ядер дробления. Представляется вероятным, что неизбежно возникающая при этом гомозиготность с избытком компенсирует преимущества партеногенеза, так что вид остается двуполым. Однако тот же самый тип аутомиктического партеногенеза реализуется у *Bacillus rossius* (Pijnacker, 1969) — вида, полностью партеногенетического во Франции, но двуполого в северной Африке. Из этого следует, что по крайней мере некоторые гомозиготные генотипы оказываются достаточно приспособленными для того, чтобы вытеснить своих двуполых предков.

Если бы все факультативно партеногенетические палочники были аутомиктичны, можно было бы заключить, что партеногенетические разновидности обычно элиминируются отбором вследствие их гомозиготности, и, следовательно, их существование не может служить аргументом в пользу «балансовой» гипотезы. Однако у *Sipyloidea sipylos* (Pijnacker, 1967) описан апомиксис. Этот вид является двуполым, но факультативно партеногенетическим на своей родине (Малайский архипелаг) и полностью телитокическим на Мадагаскаре, куда он был завезен (White, 1973). По Пийнекеру (Pijnacker, 1967), при размножении *Sipyloidea*



*sipylus* происходит премейотическое удвоение хромосомного набора, а затем два деления созревания, которые автор интерпретирует как эквационные (т. е. приводящие к возникновению потомства, генетически тождественного родителям). Если такая интерпретация верна, то поддержание двуполого размножения *Sipylodea sipylus* на Малайях должно означать существование двукратного быстро реализующегося преимущества полового размножения.

Хотя палочники представляют собой единственную группу животных, в которой встречаются формы, способные к нормальному развитию яиц, отложенных девственными самками типично двуполых видов, факультативный партеногенез известен в природных условиях и в некоторых других случаях (или по крайней мере есть основание предполагать его существование). Приведем два примера.

*Calligrapha* — это род жуков-листоедов, включающий много видов-двойников, которые обитают на разных кормовых растениях. Робертсон (Robertson, 1966) изучил семнадцать номинальных видов этих животных, обитающих в Северной Америке. Пять из них были облигатно тетраплоидными телитокическими, одиннадцать — двуполыми диплоидными. Один вид, *C. scalaris*, в Канзасе был облигатно тетраплоидным телитокическим, а в Оттаве — диплоидным и почти определенно факультативно телитокическим (данные убедительно свидетельствуют о том, что отдельные неоплодотворенные самки партеногенетически дают женское потомство, а кроме того, потомство может образовываться в результате полового размножения; однако не полностью исключена возможность того, что природные популяции представляют собой смесь особей, размножающихся половым путем и облигатно телитокических). Телитокия, вероятно, апомиктическая. Число яиц, откладываемых в течение сезона партеногенетическими и размножающимися половым путем самками, примерно одинаково. В природных популяциях большинства двуполых видов существует заметный избыток самок, однако не ясно, свидетельствует ли это о факультативной телитокии.

Очень похожая ситуация имеет место у улитки *Potamopyrgus* (Winterbourne, 1970). В Новой Зеландии обитают три вида этих животных, один из которых, *P. antipodorum*, телитокичен, а два других двуполы; все

три вида диплоидны. Считается, что партеногенез происходит амейотически. *P. antipodorum* широко распространен и морфологически изменчив. Большинство популяций состоит из одних самок, но в некоторых популяциях существуют (хотя обычно составляют меньшинство) и полноценные самцы. Считается, что самки факультативно телитокичны, а при скрещивании с самцами размножаются двуполо, давая в потомстве и самцов, и самок. Однако, как и в случае *Calligrapha*, не полностью исключена возможность того, что популяции представляют собой смесь особей, размножающихся половым путем и облигатно телитокических. (Между прочим, очень похоже, что *P. jenkinsi* — полностью апомиктический вид, завезенный в Европу в прошлом веке и в настоящее время широко распространенный, происходит от *P. antipodorum*.) Соотношение полов в природных популяциях одного двуполого вида равно 1:1, а у другого наблюдается избыток самок, но, как и в случае с *Calligrapha*, не было показано, что отклонение в соотношении полов обязано телитокии.

Итак, и у *P. antipodorum*, и у *C. scellaris* существуют природные популяции, по всей вероятности являющиеся факультативно телитокическими. Есть также указания на то, что равновесие между телитокическим и половым размножением поддерживается издревле, поскольку существуют родственные двуполые виды с избытком самок в природных популяциях. Весьма интересно было бы дальнейшее исследование этих случаев.

#### Псевдогамия

Роды *Poa* и *Potentilla* (Stebbins, 1950, 1971; Muntzing, 1958) представляют собой сложные совокупности облигатно и факультативно апомиктических форм и нескольких форм, размножающихся половым путем. Факультативно апомиктические формы обнаружены по всему географическому ареалу указанных родов. Апомиктические растения обоих родов производят полноценную пыльцу, а для образования семян обычно необходимо опыление, хотя некоторые апомиктические разновидности *Potentilla* способны к автономному размножению без опыления. Функция пыльцы при

апомиктическом размножении заключается в оплодотворении ядра эндосперма.

Между эволюцией этих групп и таких групп, как *Taraxacum*, имеется одно весьма существенное различие: в последнем случае новые апомиктические формы возникают из видов, размножающихся половым путем и имеющих ограниченный ареал, а у *Poa* и *Potentilla* — из факультативно апомиктических форм. В отдаленном будущем в процессе конкуренции со своими апомиктическими потомками прежде всего могут вымереть формы *Taraxacum*, размножающиеся половым путем, а затем из-за конкуренции с неродственными видами, размножающимися половым путем и сохраняющими высокий эволюционный потенциал, вымрут апомиктические разновидности. Возможно, *Houttuynia cordata*, облигатный апомикс, не имеющий родственных форм, которые размножаются половым путем, представляет собой пример последней стадии этого процесса (Babcock, Stebbins, 1938). Напротив, широкое распространение факультативно апомиктических форм у *Poa* и *Potentilla* обуславливает непрерывное возникновение новых генетических разновидностей.

Существует три вопроса относительно факторов отбора, действующих в таких псевдогамных комплексах, какими являются популяции *Poa* и *Potentilla*.

Почему апомиктические растения продолжают продуцировать полноценную пыльцу? На первый взгляд может показаться, что, поскольку гены, находящиеся в ядрах пыльцы, которая оплодотворяет эндосперм, не передаются последующим поколениям, мутантный ген, подавляющий образование пыльцы, должен подхватываться отбором. Однако при этом упускаются из виду два обстоятельства. Во-первых, гены, находящиеся в ядрах пыльцы, могут передаваться последующим поколениям при опылении яйцеклеток факультативных апомиксов. Во-вторых, даже отбор между клонами облигатных апомиксов будет благоприятствовать образованию пыльцы до тех пор, пока для образования семян требуется предварительное оплодотворение. Это обусловлено тем, что отдельные растения обычно вырастают неподалеку от своих сородичей, т. е. членов своего собственного клона. Следовательно, образование пыльцы растением способствует обеспечению плодовитости



растений, генетически тождественных данному. Производство пыльцы будет поддерживаться «родственным отбором».

*Почему апомиктическим растениям требуется опыление?* На этот вопрос ответить гораздо труднее. У *Potentilla* есть разновидности, способные к автономному размножению. Такое приобретение дает, казалось бы, некоторые преимущества, в особенности при освоении новых территорий, и не сопряжено с явными недостатками. Попробуем дать объяснение с позиций группового отбора. Разновидности, перешедшие к автономному размножению, постепенно утратят способность производить пыльцу, и в результате возникнет генетически изолированный облигатный апомикс, обреченный на вымирание. Я вполне осознаю, что такое объяснение вряд ли будет встречено с энтузиазмом.

*Почему потомство факультативных апомиксов продолжает возникать в результате как полового, так и бесполого размножения?* Этот вопрос имеет самое прямое отношение к рассматриваемой нами проблеме. Есть множество данных (Muntzing, 1958), которые свидетельствуют о существовании генов, влияющих на относительную долю двух типов потомства. Кроме того, легко видеть, что в отсутствие какого бы то ни было отбора, дающего немедленный эффект в пользу полового размножения, частота аллелей, вызывающих апомиксис, будет возрастать по сравнению с частотой аллелей, вызывающих мейоз. Это, по-видимому, тот самый случай, к которому применима «балансовая» концепция Уильямса (Williams, 1975).

#### Е. КТО ВЫМИРАЕТ?

Чтобы можно было использовать положение о равновесии между преимуществами двух типов размножения для доказательства существования быстро реализующегося преимущества полового размножения, необходимо показать, что имеются размножающиеся половым путем популяции, генетически способные перейти к облигатной телитокки, но не делающие этого. Необходимо также, чтобы преимущество телитокки не было сведено на нет чрезмерной гомозиготностью генотипов. Следовательно, по существу, требуется выявить случаи факультативного апомиктического парте-

ногенеза или циклического партеногенеза, при которых не существует экологически специализированной стадии, возникающей только в результате полового размножения. Несколько таких случаев действительно обнаружено в природе (*Dichanthium*, *Sipylodea*, *Potentilla*, *Daphnia* и, возможно, *Calligrapha* и *Potamopyrgus*), и они могут быть распространены более широко, чем это представляется в настоящее время.

Однако гораздо чаще мы сталкиваемся со случаями сосуществования двуполых видов с одной или несколькими происшедшими от них партеногенетическими разновидностями. По сути дела, такая ситуация столь распространена, что ее скорее следует рассматривать как правило, а не как исключение. Нет никаких оснований считать такое положение дел преходящим и сохраняющимся лишь непродолжительное время. Это означает, что часто партеногенетический клон закрепляется, противостоя конкуренции своего двуполого предка, однако не способен полностью его вытеснить.

Такое положение не является неожиданным. Возникновение любого партеногенетического клона — событие уникальное, и все члены этого клона исходно имеют один и тот же генотип (см., например, Cuellar, 1976). Если этот генотип достаточно хорошо приспособлен, то за счет присущего ему двукратного преимущества партеногенетического способа размножения он сможет вытеснить популяцию, размножающуюся половым путем, с части ее географического или экологического ареала. Однако, если родительский вид занимает довольно широкую экологическую нишу, то вряд ли один-единственный клон сможет полностью его заместить даже при наличии двукратного преимущества. В результате будет иметь место сосуществование партеногенетических форм и форм, размножающихся половым путем.

Весьма интересен с этой точки зрения род *Calligrapha*, представляющий собой совокупность видов-двойников, приспособленных к одному и тому же кормовому растению. Все эти виды, за единственным исключением, либо партеногенетичны, либо размножаются половым путем. Это подтверждает идею о том, что единичный клон может вытеснить двуполоую форму. Напротив, растения типа *Taraxacum* могут сталкиваться с широким кругом различных ситуаций; при этом большое число апомиктических биотипов сосуществует, не вытесняя полностью двуполые формы.

Возможны два исхода сосуществования партеногенетической и двуполой форм. С одной стороны, формы, размножающиеся половым путем, могут постоянно порождать новые партеногенетические разновидности. В результате вся экологическая ниша вида, размножающегося половым путем, будет со временем занята апомиксами, что приведет к вымиранию двуполого вида. С другой стороны, из-за более высокого эволюционного потенциала популяция, размножающаяся половым путем, может вытеснить партеногенетический клон или клоны. Результат сосуществования будет зависеть от относительной скорости указанных процессов: возникновения новых партеногенетических разновидностей и эволюционного совершенствования разновидности с половым размножением.

Все это связано с групповым отбором следующим образом. Единичный партеногенетический мутант, даже если он сам и закрепляется, обычно не способен заместить родительский вид в целом и, как правило, просто вытесняет его в части ареала. Следовательно, основная предпосылка действия группового отбора, согласно которой закрепление каждого партеногенетического мутанта должно уравновешиваться вымиранием вида, оказывается излишне жесткой. Соответственно и объяснение с позиций группового отбора становится в такой же мере более правдоподобным.

Мур (Moore, 1976) предпринял увенчавшуюся блестящим успехом попытку количественно оценить приспособленность партеногенетической разновидности. Диплоидные партеногенетические рыбы *Poeciliopsis monachaoccidentalis* представляют собой  $F_1$ -гибрид между двумя видами, размножающимися половым путем, — *P. monacha* и *P. occidentalis* (гл. 3, разд. Б). Все рыбы — самки и обладают полными геномами обоих родительских видов. В мейозе родительский геном одного из видов, *P. occidentalis*, элиминируется. Чтобы восстановить геном *occidentalis*, только что элиминированный с полярным тельцем, рыба должна вновь скреститься с самцом *P. occidentalis*. Таким образом, партеногенетическая разновидность обнаруживается лишь в районах, где обитает также *P. occidentalis*.

Суммарная приспособленность гибридной формы отно-



сительно приспособленности разновидности, размножающейся половым путем, обусловлена тремя обстоятельствами:

- 1) двукратное преимущество за счет того, что гибриды дают только женское потомство;
- 2) неблагоприятное положение при скрещивании, обусловленное тем, что самцы *P. occidentalis* предпочитают скрещиваться с самками своего вида;
- 3) «первичная» приспособленность, включающая различия в плодовитости и жизнеспособности.

Мур эмпирически оценил уменьшение суммарной приспособленности гибридов, возникающее вследствие предпочтений при скрещивании у самцов *P. occidentalis*. Как и следовало ожидать, это уменьшение весьма существенно, когда гибридов много по сравнению с рыбами, размножающимися половым путем, и практически равно нулю, когда гибриды редки. Таким образом, существует зависимость приспособленности от плотности, которая может поддерживать в природных популяциях равновесие между обеими формами. Если бы первичные приспособленности были равны, то в сбалансированной популяции на долю гибридов приходилось бы 85%, а на долю особей с половым размножением — 15%. В действительности на большей части ареала концентрация гибридов ниже, а это означает, что их первичная приспособленность меньше, чем приспособленность особей с половым размножением, и, следовательно, они сохраняются в популяции лишь за счет двукратного преимущества партеногенеза. В некоторых местообитаниях *P. occidentalis* гибриды полностью отсутствуют. С частотой, превышающей 85%, гибриды представлены лишь на южной границе распределения *P. occidentalis*, где его ареал накладывается на ареал *P. monacha*.

Из всего сказанного следует, что в действительности приспособленность F<sub>1</sub>-гибридных генотипов выше приспособленности родительских видов, но лишь в узком экологическом диапазоне, когда условия промежуточны между теми, к которым приспособлены родительские виды. За пределами этой узкой зоны гибриды существуют лишь благодаря двукратному преимуществу партеногенеза. Разобранный случай весьма специален, поскольку уникальна генетическая ситуация, однако он показывает, что один-

единственный гибридный генотип может конкурентно вытеснить изменчивую двуполоую популяцию с части ее ареала, но неспособен полностью заместить ее.

#### Ж. ВЫВОДЫ

Итак, мы не можем дать простой ответ «да» или «нет» на вопрос, поддерживается ли половое размножение групповым отбором. Скорее всего некоторую роль в этом процессе групповой отбор играет. Таксономическое распределение апомиктических групп в тех случаях, когда оно резко отличается от распределения групп с другими способами размножения, четко показывает, что группы, полностью утратившие способность к половому размножению, имеют ограниченные эволюционные перспективы. Единственная группа организмов, выпадающая из этого правила, — пиявководные коловратки — резко отличается от всех остальных организмов, размножающихся партеногенетически, и это ставит перед эволюционной теорией серьезную проблему. Если исключить из рассмотрения коловраток, то контраст между таксономическими распределениями становится столь очевидным, что заставляет вспомнить рассуждение Уильямса о вымирании (Williams, 1975) и предположить следующее: таксономическое распределение партеногенетически размножающихся организмов свидетельствует о том, что такие популяции вымирают вследствие утраты эволюционного потенциала, а не из-за исчезновения их экологической ниши.

Однако показать, что полностью партеногенетические группы обычно обречены на вымирание, еще не означает показать, что групповой отбор является основным селективным фактором, ответственным за поддержание полового размножения. Возможно, из ста возникающих партеногенетических мутантов девяносто девять элиминируются из-за того, что они быстро уступают в конкуренции формам, размножающимся половым путем, и лишь одному удастся закрепиться. Если в конце концов этот единственный клон элиминируется из-за утраты эволюционного потенциала, то рассуждение о том, что основным селективным фактором, поддерживающим существование полового размножения,

является отбор, действующий на небольших временах, остается в силе.

Можно ли считать групповой отбор основным селективным фактором, зависит от справедливости предположения о том, что соответствующие партеногенетические разновидности возникают очень редко. Говоря «соответствующие», я имею в виду, что приспособленность этих разновидностей должна быть по меньшей мере не ниже приспособленности типичных представителей исходной популяции, размножающейся половым путем. Для большинства случаев аутомиктического партеногенеза это условие не выполняется. Не вполне понятно, как можно было бы проверить справедливость упомянутого предположения, но оно не выглядит заведомо ложным. Вероятно, оно скорее справедливо в отношении высших животных, а не растений. Одна-единственная клетка высшего растения часто может без участия мейоза развиться в новое растение, тогда как у высших животных ход эмбриогенеза более жестко детерминирован и, по-видимому, тесно связан с процессом мейоза. Соответственно амейотический партеногенез у растений, вероятно, более распространен, чем у животных.

Самый сильный аргумент против гипотезы группового отбора проистекает из существования видов с факультативным партеногенезом (например, *Dichanthium*, *Poa*, *Potentilla*) и с циклическим партеногенезом в тех случаях, когда можно показать, что нет экологически специализированной стадии развития, возникающей лишь в процессе полового размножения (как это имеет место у дафний). В этих случаях должно иметь место какое-то быстро устанавливающееся равновесие между преимуществами полового и партеногенетического размножения.

Возникновение партеногенетической разновидности — это обычно уникальное событие, дающее начало генетически однородному клону; правда, впоследствии в этом клоне из-за гибридизации или накопления мутаций может появиться генетическая изменчивость. Такой клон может вытеснить часть своих размножающихся половым путем предшественников с части их географического или экологического ареала, однако лишь виды с очень узкой экологической нишей будут при этом вытеснены полностью.



Отсюда следует, что необходимым условием установления равновесия между вымиранием видов, размножающихся половым путем, и появлением партеногенетических мутантов обычно является возникновение большого числа преуспевающих партеногенетических мутантов.

Итак, вырисовывается следующая картина: в поддержании полового размножения играют роль и групповое вымирание видов, и действующий на небольших временах отбор в пользу полового размножения. Вопрос о природе этого отбора остается открытым, однако ясно, что его интенсивность должна перевешивать преимущество партеногенеза за счет производства только дочернего потомства. И, наконец, даже если принять, что групповой отбор играет существенную роль в поддержании полового размножения, это не очень помогает понять возникновение полового размножения. Нельзя с этих позиций объяснить и широко распространенную внутрипопуляционную генетическую изменчивость по частоте рекомбинаций и образованию хиазм.

## РЕКОМБИНАЦИИ: ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

## ПРЕАМБУЛА

Доводы в пользу поддержания полового размножения действующим на небольших временах отбором весьма убедительны, но им противостоит тот факт, что в природе факультативно партеногенетические популяции встречаются довольно редко. В этой главе обсуждается вопрос о том, равновесие каких факторов определяет частоту рекомбинаций в популяциях, размножающихся половым путем. Основное положение — о существовании полового размножения — принимается как данное. Наша задача — установить, что определяет частоту рекомбинаций между локусами.

В разд. А я привожу данные о существовании внутрипопуляционной генетической изменчивости по частоте рекомбинаций. Хотя здесь многое неясно, тем не менее почти нет сомнений в том, что такая изменчивость существует, и есть веские основания полагать, что она характерна почти для всех популяций, размножающихся половым путем. Если это так, то реальная частота рекомбинаций, по всей видимости, определяется равновесием факторов, одни из которых действуют в сторону ее повышения, а другие — в сторону понижения. Это заключение подтверждается приведенными в разд. Б соображениями о существовании факторов, действующих в направлении понижения частоты рекомбинаций. Хотя эти соображения носят в основном теоретический характер, имеются и некоторые подтверждающие их данные наблюдений за природными популяциями (разд. В). Если же существуют факторы, стремящиеся понизить частоту рекомбинаций, то обязаны существовать и факторы, ответственные за ее повышение, а если есть внутрипопуляционная генетическая изменчивость по частоте рекомбинаций, эти факторы должны быть относительно быстродействующими.

Возможная природа упомянутых быстродействующих факторов обсуждается в гл. 6 и 7. Однако один из них имеет смысл рассмотреть сейчас. Не исключено, что образование хиазм и, следовательно, генетическая рекомбинация селективно выгодны, поскольку обеспечивают правильное прохождение мейоза; другими словами, без этого в мейозе образовывались бы анеуплоидные гаметы. Для правильного прохождения мейоза необходима конъюгация гомологичных хромосом, а конъюгация обычно сопровождается образованием хиазм. Следовательно, может быть, отбор благоприятствует образованию хиазм потому, что в их отсутствие образуются анеуплоидные гаметы, а не из-за каких-то особенностей генетической конституции потомства.

Фелсенштейн (Felsenstein, 1974) назвал такие селективные факторы «внешними» в противоположность факторам, «внутренне присущим» генетическим процессам как таковым. К сожалению, трудно все время помнить, что термин «внешний» имеет смысл «внешний по отношению к генетическим процессам», а не «внешний по отношению к мейозу». Я предпочитаю называть отбор, затрагивающий непосредственно процесс мейоза, «физиологическим»; отбор, относящийся к генетическим последствиям рекомбинаций, я буду называть «генетическим».

Представляется в высшей степени маловероятным, чтобы быстро реализующееся преимущество образования хиазм носило чисто физиологический характер. У самцов отряда двукрылых полноценный мейоз происходит без образования хиазм. Трудно предположить, что самки также не могли бы обходиться без хиазм, если бы это было селективно выгодно. В более общей форме можно сказать, что даже если для большинства видов образование хиазм необходимо для правильного расхождения хромосом, то кажется очевидным, что, если бы генетическая рекомбинация была селективно вредна, хиазмы могли бы располагаться в терминальных участках хромосом.

Если бы быстродействующие факторы, направленные в сторону понижения частоты рекомбинаций, были достаточно интенсивны, для природных популяций была бы характерна высокая степень неравновесности по сцеплению (т. е. неслучайное распределение аллелей по хромосомам). В разд. В приведен обзор данных о неравновесности по



сцеплению в природных популяциях, из которого следует, что в природе имеет место лишь небольшая неравновесность по сцеплению. Это означает, что быстродействующие факторы, направленные в сторону уменьшения частоты рекомбинаций, довольно слабы. Тем не менее приводимые данные показывают, что такие факторы все-таки существуют.

Однако было бы неосторожным считать, что природные популяции находятся в состоянии, полностью равновесном по сцеплению. В разд. Г рассмотрены два исключения: инверсии и «супергены». Эти исключения важны и интересны, но они не могут считаться правилом.

#### А СУЩЕСТВУЕТ ЛИ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПО ЧАСТОТЕ РЕКОМБИНАЦИЙ?

По вполне понятным причинам на этот счет мы располагаем меньшей информацией, чем нам хотелось бы. Измерить длину крыла или подсчитать число щетинок не составляет особого труда. Для того же, чтобы установить частоту рекомбинаций, необходимо выделить семейство особей и классифицировать потомство по крайней мере по двум признакам. Даже после того как это сделано, частота рекомбинаций будет определена лишь для одного участка хромосомы. Чтобы оценить частоту хиазм в геноме, Шоу (Shaw, 1971, 1972, 1974) производил биопсию семенников каждого самца. Неудивительно, что мы располагаем весьма скудной информацией.

Мы рассмотрим здесь гены, влияющие на частоту рекомбинаций, а не на структурные перестройки в хромосомах, так как, по-видимому, большая часть внутривидовой изменчивости обязана именно генам, а не хромосомным перестройкам.

Как видно из табл. 1, вырисовывается довольно четкая картина. За немногим исключением, все исследователи, пытавшиеся с помощью отбора изменить частоту рекомбинаций, преуспели в этом. Перечислим работы, в которых результат был получен по меньшей мере при отборе в одном направлении: для *Drosophila melanogaster* — Detlefsen, Roberts, 1921; Chinnici, 1971a; Kidwell, 1972 a, b; Abdullah, Charlesworth, 1974; для *Tribolium* — Dewees, 1970; для

Таблица 2

## Эксперименты по отбору на частоту рекомбинаций

Организм	Тип отбора	Реакция	Источник данных
<i>Drosophila melanogaster</i>	Семейный, в обоих направлениях	Только понижение	Detlefsen, Roberts (1921)
<i>D. melanodaster</i>	Семейный, в обоих направлениях	Понижение и повышение	Chinnici (1971a)
<i>D. melanogaster</i>	Семейный, в обоих направлениях	Только повышение; аллели с высокой частотой рекомбинаций рецессивны	Kidwell (1972a)
<i>D. melanogaster</i>	Индивидуальный, на понижение	Реакция в 4 из 6 линий; аллели с высокой частотой рекомбинаций рецессивны	Kidwell (1972b)
<i>D. melanogaster</i>	Индивидуальный, на понижение	Реакция в 2 из 2 линий	Abdullah, Charlesworth (1974)
<i>Schistocerca gregaria</i>	На частоту хиазм у самцов в обоих направлениях	Повышение и понижение; генетические дисперсии аддитивны	Shaw (1972)
<i>Tribolium castaneum</i>	Семейный, в обоих направлениях	Повышение в 2 из 2 линий; понижение в 1 из 2 линий	Deweese (1970)
Лимские бобы	Семейный, в обоих направлениях	Только повышение	Allard (1963)

лимских бобов — Allard, 1963; для *Schistocerca gregaria* — Shaw, 1972. При этом Шоу производил отбор по общей частоте хиазм; Кидуэлл (Kidwell, 1972b) и Абдулла и Чарлзуорс (Abdullah, Charlesworth, 1974) отбирали особей, у которых не было рекомбинаций между определенными парами генов-маркеров; в остальных экспериментах отбира-

лись особи без рекомбинаций из семейств, обнаруживших минимальную частоту рекомбинаций по определенной паре аллелей. Полностью отрицательный результат был получен лишь в работе Эктона (Acton, 1961).

Во всех этих случаях, за исключением, возможно, лишь первых экспериментов Детлефсена и Робертса (Detlefsen, Roberts, 1921), почти заведомо изменения в частоте рекомбинаций определялись генами, влияющими на частоту образования хиазм, а не хромосомными перестройками (например, инверсиями). Конечно, исследовалось всего лишь четыре вида, однако в отсутствие отрицательных результатов по каким-либо другим видам есть все основания предполагать, что генетическая изменчивость по частоте рекомбинаций будет обнаружена каждый раз, когда ее будут отыскивать. Остается, однако, множество нерешенных вопросов. Некоторые из них мы сейчас рассмотрим, надеясь скорее стимулировать дальнейшие исследования, чем дать окончательные ответы.

Являются ли эффекты локальными  
или относятся к геному в целом?

Оказывают ли определенные гены влияние на частоту рекомбинации аллелей в каких-то конкретных участках хромосом или они затрагивают геном в целом? Если эффект локален, то относится ли он к тому же участку хромосомы, в котором расположен сам регулирующий частоту рекомбинаций ген? Из упомянутых выше экспериментов обширную информацию на этот счет содержит лишь работа Чинничи (Chinnici, 1971b). Он вел отбор на изменение частоты рекомбинаций между двумя сцепленными с полом генами *sv* и *sc*. Хромосомные исследования показали, что затрагивался только этот конкретный участок, однако ответственные за эффект гены были расположены во всех крупных хромосомах — X, второй и третьей.

Остальные исследования мало что к этому добавляют. Шоу (Shaw, 1972) вел отбор по общей частоте хиазм, так что результаты, которые он получил, означают, что либо регуляторные гены влияют на геном в целом, либо (что менее вероятно) существует множество генов, каждый из которых влияет на определенный участок генома. Однако Шоу подчеркивает, что изменение общей частоты хиазм



сопровождалось изменениями расположения хиазм. Кидуэлл (Kidwell, 1972b) не определяла расположение подвергавшихся отбору генов, но, как она считает, быструю реакцию на отбор легче всего объяснить, предположив, что понижающий частоту рекомбинаций ген-регулятор тесно сцеплен с соответствующим участком хромосомы.

Таким образом, то малое количество информации, которым мы располагаем, позволяет предположить, что гены-регуляторы могут обладать и локальным, и общим эффектом, а в тех случаях, когда они обладают локальным эффектом, могут оказывать влияние как на частоту рекомбинаций в близко расположенном участке собственной хромосомы, так и в более удаленных участках или даже в других хромосомах.

#### Какова природа генетической изменчивости?

Доминантны или рецессивны аллели, снижающие частоту рекомбинаций? Что легче — повысить или понизить частоту рекомбинаций посредством искусственного отбора? Второй вопрос интересен по следующей причине. Если в природе отбор обычно действует в сторону снижения частоты рекомбинаций, то можно было бы легко повысить ее с помощью искусственного отбора, и наоборот. В более общей форме этот вопрос был поставлен в работе Фалконера (Falconer, 1960).

Некоторые данные по этому поводу представлены в табл. 1. Не считая первых экспериментов Детлефсена и Робертса (Detlefsen, Roberts, 1921), в которых понижение частоты рекомбинаций могло быть связано гетерозиготности по хромосомным перестройкам, оказалось, что понизить частоту рекомбинаций несколько легче, чем повысить, и что аллели, определяющие понижение частоты, обладают некоторой тенденцией к доминированию. Однако эти эффекты ни в коей мере не являются достаточно четкими для того, чтобы на их основе можно было сделать окончательные выводы о направлении естественного отбора.

Пожалуй, наиболее содержательные исследования по генетической изменчивости частоты рекомбинаций были проведены Кэтчсайдом (Catcheside, 1968, 1975) на *Neurospora crassa*. Кэтчсайд тщательно исследовал три мутации,

влияющие на частоту рекомбинаций и расположенные в трех разных хромосомах. Во всех трех случаях аллели, снижающие частоту рекомбинаций, были рецессивными. Все три оказывали влияние на частоту рекомбинаций в нескольких частях генома, в том числе и в локализованных в иных хромосомах, чем они сами. Были померены эффекты двух типов: интрацистронная рекомбинация (обнаруживаемая по появлению дикого типа в результате рекомбинации между двумя различными мутантными формами одного гена) и рекомбинация между разными генными локусами. Оказывает ли какая-либо из мутаций влияние на частоту рекомбинаций в участке хромосомы, в котором находится она сама, неизвестно.

#### Б ОТБОР ПРОТИВ РЕКОМБИНАЦИЙ ПРИ ПОСТОЯННЫХ ВНЕШНИХ УСЛОВИЯХ

В этом разделе мы рассмотрим явление, состоящее в том, что, когда популяция достигает генетического равновесия при постоянных внешних условиях, отбор благоприятствует уменьшению частоты генетических рекомбинаций. Эта идея была впервые высказана Фишером (Fisher, 1930), утверждавшим, что если полиморфные аллели двух локусов взаимодействуют между собой при определении приспособленности особи, то отбор будет снижать частоту рекомбинаций между ними. К сожалению, Фишер не привел никаких доказательств, но качественно можно понять, как он пришел к такому заключению.

Ход рассуждения проще всего проследить на примере гаплоидной популяции, размножающейся половым путем, однако эти рассуждения справедливы и для диплоидных популяций. Предположим, что популяция полиморфна по двум локусам, например  $A,a$  и  $B,b$  и генотипы  $AB$  и  $ab$  обладают высокой приспособленностью, а генотипы  $Ab$  и  $aB$  — низкой (полиморфизм может поддерживаться за счет отбора того или иного типа, зависящего от частоты генов). Тогда большая часть особей, доживающих до размножения, будет обладать генотипом либо  $AB$ , либо  $ab$ . Следовательно, интерес представляют главным образом рекомбинации генотипов  $AB/ab$ , которые и приводят в основном к появлению потомства с низкой приспособленностью. В бо-

лее общей форме можно просто сказать, что так как доживающие до размножения организмы обладают приспособленностью выше средней, то при постоянных внешних условиях средняя приспособленность может поддерживаться лишь в результате снижения приспособленности у рекомбинантного потомства.

Серьезное математическое «наступление» на эту проблему было начато Кимурой (Kimura, 1956) и Левонтином и Кохимой (Levontin, Kojima, 1960), а затем продолжено в работах Бодмера и Фелсенштейна (Bodmer, Felsenstein, 1967), Нея (Nei, 1967), Тернера (Turner, 1967), Франклина и Левонтина (Franklin, Levontin, 1970), Карлина и Фелдмана (Karlin, Feldman, 1970), Левонтина (Levontin, 1971), Карлина и Мак-Грегора (Karlin, McGregor, 1972), Фелдмана, Франклина и Томсона (Feldman, Franklin, Thomson, 1974) и других. Я не собираюсь подробно описывать всю историю вопроса, а хочу лишь кратко изложить основные результаты в легкодоступной форме. При этом я буду в основном опираться на работу Левонтина (Lewontin, 1974).

Для обозначения генотипов удобно, следуя Левонтину, использовать двоичную систему; диплоидные генотипы по одному локусу запишутся как 00, 01 и 11; в случае двух локусов и двух аллелей возможны четыре типа гамет: 00, 01, 10 и 11; образующиеся из гамет зиготы обозначаются символами 11/00, 10/01 и т. д. Частоты гамет четырех типов в случае двух локусов мы обозначим  $g_{11}$ ,  $g_{10}$ ,  $g_{01}$ ,  $g_{00}$ . Тогда «коэффициент неравновесности по сцеплению» (Lewontin, Kojima, 1960; см. также стр. 28 данной книги) будет определяться как

$$D = g_{11}g_{00} - g_{10}g_{01}.$$

Прежде всего важно убедиться в том, что в отсутствие отбора (и, как везде считается в этом разделе, при бесконечной численности популяции)  $D$  быстро стремится к нулю. Если  $R$  — частота рекомбинаций между двумя локусами, то через  $t$  поколений

$$D_t = (1 - R)^t D_0, \quad (5.1)$$

или при малых  $R$

$$D_t = e^{-Rt} D_0. \quad (5.2)$$



Таким образом, при частоте рекомбинаций, равной 1% ( $R = 0,01$ ), за 500 поколений  $D$  упадет до  $1/150$  первоначального значения.

При наличии отбора равновесное значение  $D$  может быть не равно нулю. Удобно рассмотреть следующую симметричную схему действия отбора:

	Локус A			
	11	10	00	
Локус B	11	$a$	$b$	$a$
	10	$c$	$d$	$c$
	00	$a$	$b$	$a$

Такая система будет приходить в состояние устойчивого полиморфного равновесия при наличии сверхдоминирования, т. е. при соблюдении неравенств  $d > a$  и  $|d - a| > |b - c|$ .

При этом устойчивое равновесие может быть двух типов.

1.  $D = 0$  и частоты всех гамет одинаковы: это равновесие, которое можно ожидать в отсутствие сцепления.

$$2. D \neq 0; \quad g_{00} \text{ и } g_{11} > \frac{1}{4}; \quad g_{10} \text{ и } g_{01} < \frac{1}{4}$$

$$\text{или} \quad g_{00} \text{ и } g_{11} < \frac{1}{4}; \quad g_{10} \text{ и } g_{01} > \frac{1}{4}.$$

Какой именно тип равновесия реализуется, зависит от приспособленностей и от  $R$ . Если приспособленности аддитивно определяются локусами, то  $D = 0$ . Говоря «аддитивно», мы имеем в виду, что преимущество двойных гетерозигот  $d - a$  равно сумме преимуществ одинарных гетерозигот по обоим локусам:  $(b - a) + (c - a)$ . Такая полная аддитивность означает, что  $d - a = b - a + c - a$ , или  $a + d - b - c = 0$ . При полной аддитивности в состоянии устойчивого равновесия  $D = 0$ . Мера неаддитивности задается величиной

$$\varepsilon = a + d - b - c. \quad (5.3)$$

Для того чтобы при  $D \neq 0$  равновесие было устойчивым, необходимо, чтобы  $\varepsilon > 0$ ; это означает, что преимущество двойных гетерозигот должно быть больше суммы

преимуществ двух одинарных гетерозигот по обоим локусам.

Для любого данного значения  $\varepsilon$  существует критическое значение

$$R = \varepsilon/4d, \quad (5.4)$$

такое, что если  $R$  меньше этого значения, то устойчивому равновесию соответствует  $D \neq 0$ ; если же  $R$  больше этого значения, то устойчивое равновесие реализуется при  $D = 0$ . Таким образом, нельзя сказать, что любое отклонение от аддитивности приспособленностей влечет за собой неравновесность по сцеплению; неравновесность возникает лишь тогда, когда локусы связаны между собой достаточно сильно. Некоторое представление о том, что значит «достаточно сильно», можно получить из табл. 2.

Таблица 2

**Критические значения частоты рекомбинаций для неравновесности по сцеплению при различных схемах определения приспособленностей**

Отбор	Приспособленности			$R$
	двойная гомозигота $a$	одинарная гетерози- гота $b=c$	двойная гетерози- гота $d$	
Аддитивный	0,8	0,9	1,0	0
Мультипликативный	{ 0,81	0,9	1,0	0,0025
	{ 0,9801	0,99	1,0	$2,5 \cdot 10^{-5}$
Экстремально неаддитивный	{ 0,9	0,9	1,0	0,025
	{ 0,99	0,99	1,0	0,0025

Мультипликативность приспособленностей следует ожидать, если отбор действует на оба локуса независимо. Хотя формально при этом приспособленности неаддитивны, однако практически такая ситуация не благоприятствует поддержанию неравновесности по сцеплению в основном потому, что, пока селективные преимущества малы, аддитивная и мультипликативная схемы почти тождественны [поскольку  $(1 + s)(1 + t) \simeq 1 + s + t$ ]. Даже если селективное преимущество составляет 10%, для поддержания неравновесности по сцеплению необходимо, чтобы частота рекомбинаций не превышала 0,25%.

Легко видеть, что, когда в устойчивом равновесии  $D \neq 0$ , приспособленность популяции за счет неравновесности по сцеплению увеличивается. Например, если  $a = b = c = 0$  и  $d = 1,0$ , неравновесность по сцеплению будет увеличивать частоту высокоприспособленных двойных гетерозигот 11/00 (или двойных гетерозигот 10/01 в зависимости от начальных условий). К сожалению, обратное утверждение, состоящее в том, что отбор создает неравновесность по сцеплению в тех случаях, когда эта неравновесность увеличивает среднюю приспособленность популяции, неверно; существование критического значения  $R$  означает, что популяция не всегда достигает максимально возможного значения приспособленности.

Весьма заманчиво сформулировать следующее утверждение: при постоянных внешних условиях в популяции, находящейся в состоянии генетического равновесия, всегда существует отбор на уменьшение частоты рекомбинаций. В общем виде это утверждение не доказано, однако оно справедливо во многих частных случаях и не известно ни одного примера, когда оно было бы неверно. Мы вряд ли сильно ошибемся, приняв это утверждение при анализе эволюции рекомбинаций. По крайней мере оно согласуется с идеей о том, что рекомбинация может привести в постоянных условиях лишь к повышению смертности особей, выживающих в отсутствие рекомбинаций.

Прежде чем оценивать интенсивность такого отбора, мы должны знать, как часто в природных популяциях встречается неравновесность по сцеплению. Данные наблюдений обсуждаются в следующем разделе; здесь же я хочу рассмотреть некоторые теоретические соображения. Оценки, представленные в табл. 2, показывают, что для возникновения неравновесности по сцеплению необходимо, чтобы сцепление было достаточно тесным, а отбор — достаточно сильным. «Супергены», о которых будет идти речь ниже (разд. Г), скорее составляют исключение, а не надводную часть «айсберга» генов, неравновесных по сцеплению; весь остальной генотип, вероятно, равновесен по сцеплению.

Не требуя неправдоподобно высоких значений интенсивности отбора, можно предположить, что за возникновение значительной неравновесности в природных популяциях ответственны два процесса. Первый — это «нормализирую-



ший отбор», т. е. отбор, благоприятствующий особям со значением признака, близким к среднему в фенотипическом распределении, и отмечающий крайние формы. Представим себе набор аллелей  $+$  и  $-$ . Оптимальным будет фенотип, определяемый гомозиготным генотипом, например  $++--/++--$ , или гетерозиготным по всем локусам генотипом, например  $+-+--/-+++$ . Первым рассмотрел такие генетические системы Мазер (Mather, 1943). Он утверждал, что популяции, содержащие сбалансированные генотипы с множеством гетерозигот, предпочтительнее гомозиготных, поскольку они сочетают высокую приспособленность к реализующимся в настоящее время внешним условиям со способностью к изменчивости, возникающей в результате рекомбинаций, если внешние условия изменяются. Это рассуждение используют сторонники группового отбора, однако возможно, что вывод Мазера справедлив, хотя сами рассуждения и неверны.

Левонтин (Levontin, 1974) пересмотрел эту проблему с другой точки зрения, используя имитационную модель пятилокусной системы с отбором на промежуточный оптимум. Он обнаружил, что при свободной рекомбинации между локусами популяция довольно быстро эволюционирует в направлении гомозиготности и становится почти полностью гомозиготной по четырем локусам из пяти по прошествии 90 поколений (поскольку оптимальный фенотип задается генотипом, содержащим пять аллелей  $+$  и пять  $-$ , то популяция никогда не может стать гомозиготной по пятому локусу). Напротив, если локусы были тесно сцеплены, то после 90 поколений отбора происходило лишь слабое уменьшение гетерозиготности. Пусть исходно в популяции была высока концентрация гамет, отличающихся друг от друга аллелями во всех локусах, например  $+-+--$  и  $-+++-$ . В конце концов популяция станет гомозиготной, но очень медленно. Из этого следует, что реальные популяции, находящиеся под действием нормализующего отбора, могут обладать высокой неравновесностью по сцеплению не потому, что таково устойчивое состояние, и не из-за действия какого-либо группового отбора, а потому, что приближение к состоянию генетического гомозиготного равновесия происходит очень медленно.

Хотя приближение к генетической гомозиготности в

моделях Левонтина сильно замедлялось сцеплением, начальная скорость возрастания средней приспособленности популяции была больше, когда сцепление было сильным. Это хорошо согласуется с данным Эшела и Фелдмана (Eshel, Feldman, 1970) о том, что рекомбинации могут замедлять эволюционный процесс в случае, когда локусы определяют приспособленность независимо. Здесь важно, что отбор на промежуточный оптимум неизбежно приводит к сильной взаимосвязи локусов в определении приспособленности: генотип  $+ - / + -$  более приспособлен, чем  $++ / ++$  или  $-- / --$ .

Вторая причина, по которой можно думать, что в природных популяциях неравновесность по сцеплению возникает чаще, чем это можно было бы заключить, исходя из данных табл. 2, состоит в том, что двулокусная модель может дать неверное представление о происходящем в системе многих локусов. Первое аналитическое исследование трехлокусной системы с отбором и сцеплением было проведено Фелдманом и др. (Feldman et al., 1974). Как и в случае двух локусов, существует критическое значение  $R_{cr}$ , такое, что при  $R > R_{cr}$  единственным состоянием устойчивого равновесия является состояние с  $D = 0$ . Новым является то, что при  $R < R_{cr}$  возможно одновременное существование устойчивых равновесий с  $D = 0$  и с  $D \neq 0$ , так что окончательно устанавливающееся значение  $D$  зависит от начальных условий. В двулокусной модели, напротив, устойчиво либо состояние с  $D = 0$  (при больших  $R$ ), либо состояние с  $D \neq 0$  (при малых  $R$ ) (Lewontin, Kojima, 1960; Karlin, Feldman, 1970). Анализ трехлокусной модели показывает, что при заданных значениях приспособленностей и коэффициентов отбора может существовать множество различных состояний устойчивого равновесия.

Системы с более чем тремя локусами исследовались пока только в численном эксперименте. Франклин и Левонтин (Franklin, Lewontin, 1970) численно исследовали 36-локусную модель с 10%-ным гетерозисом в каждом локусе и мультипликативными приспособленностями. Для двулокусной модели это дает критическое значение  $R_{cr}$ , равное 0,0025 (табл. 2). В случае когда локусы предполагались линейно упорядоченными, а частота рекомбинаций между соседними локусами была равна  $R$ , критическое значение  $R_{cr}$ , необхо-

димое для существования неравновесности по сцеплению, было равно 0,01, т. е. вчетверо больше, чем в двулокусной модели. При  $R \leq 0,01$  85% гамет принадлежали к одному из двух реципрокных типов. Популяция с такой крайней неравновесностью по сцеплению обладала значительно большей приспособленностью, чем популяция с  $D = 0$ .

Теоретическую сторону вопроса можно суммировать следующим образом. В отсутствие отбора бесконечная популяция быстро приходит к равновесию по сцеплению [уравнение (5.1)]. Отбор при постоянных внешних условиях (т. е. постоянных приспособленностях) может создать неравновесность по сцеплению. Если локусы аддитивно влияют на приспособленность (т. е. эпистаз отсутствует), то в состоянии устойчивого равновесия  $D = 0$ . Если эпистатические взаимодействия влияют на приспособленность, то возможно существование устойчивого равновесия с  $D \neq 0$ . Однако это возможно, лишь если частота рекомбинаций  $R$  меньше некоторого критического значения [уравнение (5.4)]. В данном контексте важно, что неравновесность по сцеплению, т. е. существование устойчивого равновесия с  $D \neq 0$ , означает, что средняя приспособленность популяции может быть выше достигаемой при свободных рекомбинациях, а значит, будет действовать отбор в пользу снижения частоты рекомбинаций.

Критические значения  $R_{cr}$  для случая двух локусов таковы, что в природе неравновесность по сцеплению (и, следовательно, отбор на уменьшение частоты рекомбинаций) может реализовываться лишь в немногих частных случаях при интенсивном отборе и сильном сцеплении. Однако есть две причины, вследствие которых неравновесность по сцеплению может быть распространена более широко. Во-первых, отбор на промежуточный оптимум, хотя в конечном счете и приводит к генетической гомозиготности, может при наличии сцепления поддерживать значительную неравновесность по сцеплению в течение длительного времени установления гомозиготности. Во-вторых, неравновесность по сцеплению может поддерживаться в многолокусных системах при меньших коэффициентах отбора или для больших частот рекомбинаций, чем в двулокусных системах.

Перейдем к рассмотрению результатов наблюдений.



### В НЕРАВНОВЕСНОСТЬ ПО СЦЕПЛЕНИЮ И РЕКОМБИНАЦИОННЫЙ ГРУЗ: НАБЛЮДЕНИЯ

В настоящее время единственный способ решить, существует ли заметная неравновесность по сцеплению в природных популяциях, состоит в исследовании аллоферментов сцепленных локусов либо в гаметах, извлеченных из природных популяций, либо (более косвенно) в зиготах. В обзоре Лэнгли (Langley, 1977) суммированы данные, накопленные к настоящему времени по *Drosophila melanogaster*. Основной вывод, к которому пришел автор работы, состоит в том, что между аллоферментными локусами существует едва уловимая неравновесность по сцеплению. Такая небольшая степень неравновесности может возникнуть без участия отбора из-за случайных эффектов, связанных с конечностью размеров популяции. Имеется неслучайная связь между инверсиями и ферментными локусами, заключенными между участками, в которых произошли эти инверсии. Вполне возможно, что такая связь сложилась исторически, так как при возникновении инверсии содержат вполне определенный набор аллелей.

Выводы, полученные для *D. melanogaster*, по-видимому, остаются справедливыми и для других изученных видов рода *Drosophila*. Эти результаты свидетельствуют о крайне малой вероятности существования в природных популяциях двуполых перекрестноразмножающихся видов высокой неравновесности по сцеплению, предполагавшейся Левонтином (Lewontin, 1974). Однако они не доказывают, что неравновесными по сцеплению могут быть лишь очень тесно сцепленные локусы. Прежде всего в большинстве случаев весьма мал был объем выборки. Более важно то, что, как отмечает Лэнгли, электрофоретически выделяемые категории могут включать множество различных аллелей, а если это так, то, рассматривая их вместе, мы можем упустить существование значительной неравновесности. Для идентификации отдельных аллелей в достаточно большой выборке требуется колоссальная работа, однако эта работа может оказаться неизбежной.

Альтернативный путь решения вопросов о существовании значительной неравновесности по сцеплению, поддерживаемой отбором, состоит в непосредственном измерении уменьшения приспособленности, которое происходит в ре-

зультате рекомбинации хромосом, находившихся под действием отбора в природной популяции. Если в результате рекомбинации не происходит уменьшения приспособленности, то не существует и поддерживаемой отбором неравновесности по сцеплению. Этот подход был использован при исследовании *D. melanogaster* (Charlesworth, Charlesworth, 1976a), причем применялась специальная методика, позволяющая «конструировать» мух с определенной структурой хромосом. Авторы сравнивали две компоненты приспособленности (жизнеспособность и плодовитость самок) у мух, содержащих в генотипе различные комбинации «М»- и «F»-хромосом. М-хромосома принадлежала отловленному в природной популяции самцу и не могла претерпеть рекомбинации, а F-хромосома — отловленной в природной популяции самке и могла претерпеть однократную рекомбинацию, выйдя из-под действия естественного отбора.

Результаты экспериментов весьма интересны. Используемая в качестве меры жизнеспособности доля в потомстве особей, доживших до половозрелости, была максимальной для мух М/М, минимальной для мух F/F, и имела промежуточное значение для мух М/F, однако эти различия были малы ( $\approx 1\%$ ) и статистически недостоверны. Сравнение плодовитостей (т. е. числа яиц, из которых развились личинки) довольно неожиданно обнаружило превосходство самок М/Су (т. е. самок, гетерозиготных по М-хромосоме и стандартной хромосоме-маркеру) над самками F/Су, причем различие в плодовитостях составляло  $\sim 7\%$  и было статистически достоверным.

Использовавшиеся в этой работе хромосомы происходили из одной большой природной популяции. Эксперимент показал, что существует отбор в сторону снижения частоты рекомбинаций, действующий на плодовитость самок и, возможно, на жизнеспособность. Аналогичные выводы следуют из работы Мукаи и Ямагути (Mukai, Yamaguchi, 1974).

Данные наблюдений, несмотря на их ограниченность, свидетельствуют о том, что генофонды природных популяций *Drosophila* не состоят из хромосом, содержащих специальные коадаптированные наборы генов, находящиеся в состоянии крайне выраженной неравновесности по сцеплению в отношении друг друга. Однако, по-видимому,

некоторая поддерживаемая отбором неравновесность по сцеплению существует. Если эти результаты характерны для всех перекрестноразмножающихся видов (а в настоящее время нет оснований думать, что это не так), то встает вопрос о механизме поддержания рекомбинаций, аналогичный вопросу поддержания полового размножения. Потеря приспособленности за счет рекомбинаций не двукратна, но она существует. Мы должны отыскать противоположно направленный селективный фактор, действующий в пользу увеличения частоты рекомбинаций.

#### Г. СУПЕРГЕНЫ И ИНВЕРСИИ

Самки некоторых видов бабочек-парусников используют для защиты от хищников свое сходство с одним из нескольких «модельных» несъедобных видов. Кларк и Шеппарт (Clarke, Sheppard, 1971) считают, что характер мимикрии *Papilio memnon* определяется пятью тесно сцепленными локусами, от которых зависит наличие или отсутствие «хвоста» на крыльях, форма передних и задних крыльев, цвет базального треугольника передних крыльев и цвет брюшка.

При этом генотип, определяющий окраску, подражательную одному модельному виду, может быть, например, *AbCdE*, а другому — скажем, *aBcDe*. Редкие промежуточные формы можно рассматривать как результат рекомбинации. Поскольку в природных популяциях поддерживается почти полная неравновесность по сцеплению и сцепление велико, комплексы признаков, подражательные в отношении различных модельных видов, ведут себя почти так же, как если бы они контролировались одним геном; для обозначения группы сцепленных локусов мы будем пользоваться термином «суперген».

Эта ситуация в точности соответствует той, в которой мы могли бы, по нашим представлениям, обнаружить в природе сильную неравновесность по сцеплению. Имеется сильное эпистатическое взаимодействие в определении приспособленности, поскольку самка, одними чертами сходная с одним модельным видом, а другими чертами — с другим видом, легко отличима от обоих и потому обладает низкой приспособленностью. При наличии тесного сцепления такой



отбор должен приводить к крайней неравновесности по сцеплению.

Другие примеры супергенов дают локусы, контролирующие гетеростилию у *Primula* (Ernst, 1936) и цвет и раскраску раковин у улиток (Murray, 1975). У *P. vulgaris* три отдельных локуса контролируют длину тычинок, длину столбика и свойства пыльцы. Рекомбинация может привести к возникновению самосовместимых «гомостилов». Локальная концентрация таких гомостилов может быть достаточно высокой (Crosby, 1949), однако они, вероятно, не будут в состоянии вытеснить типичных гетеростиллов вследствие инбредной депрессии. У некоторых других видов *Primula*, обычно распространенных по краям ареала, гомостилия и самосовместимость могут быть распространены повсеместно.

Как возникают упомянутые супергены — неясно. Крайне маловероятно, чтобы такие локусы у *Papilio* или *Primula* могли возникнуть в результате дупликации, поскольку они влияют на совершенно разные признаки. Таким образом, эти случаи следует четко отличать (по крайней мере в том, что касается происхождения супергенов) от случаев, когда происхождение генетической системы, вероятно, связано с дупликациями (например, антигенные локусы, такие, как система HL-A у человека или система H-2 у мышей; см. Thomson, Bodmer, Bodmer, 1976). За вычетом дупликаций, существуют три возможности возникновения супергенов. Локусы могут быть исходно не сцеплены и затем сведены вместе в результате транслокации, поскольку тесное сцепление селективно выгодно. Они могут исходно находиться в одной хромосоме, но быть слабо сцеплены, а затем сведены вместе в результате инверсии или в результате снижения частоты образования хиазм. Наконец, локусы супергена могут быть тесно сцеплены с самого начала.

Каждое из этих объяснений наталкивается на очевидные трудности. Транслокации и инверсии с точно фиксированными точками разрывов — события весьма редкие и в любом случае вряд ли могут закрепиться, поскольку оказывают вредное влияние на плодовитость. Однако в результате счастливой случайности локусы, способные к мутациям, дающим требуемый фенотип, могут оказаться тесно сцепленными. Чарлзуорс и Чарлзуорс (Charlesworth, Charles-

worth, 1976b) предпочитают (по крайней мере в отношении *Papilio*) третье объяснение и вот почему. Если отбор на снижение частоты рекомбинаций сводит вместе исходно несцепленные или слабо сцепленные локусы, то на протяжении длительного времени в популяции по обоим локусам должен поддерживаться полиморфизм. Авторы показали, что для приемлемых моделей процесса отбора устойчивый полиморфизм по каждому локусу может существовать, лишь если локусы заранее тесно сцеплены.

Безотносительно к происхождению существование таких супергенов, как описанные у *Papilio* и *Primula*, подтверждает теоретически предсказанную возможность поддержания в природных популяциях чрезвычайно высокой неравновесности по сцеплению при достаточно тесном сцеплении и эпистатическом определении приспособленности. То же самое справедливо, если рекомбинации предотвращаются инверсиями. У нескольких видов *Drosophila* существует неслучайная связь между аллелями, детерминирующими изоферменты, и структурой хромосом. Механизмы отбора, ответственные за это явление, обсуждались в работе Charlesworth, Charlesworth, 1973. Важно отличать генетические различия, появившиеся после возникновения инверсионного полиморфизма, от существовавших до образования инверсии и ответственных за ее закрепление.

Итак, предположим, что в некотором локусе существует пара аллелей,  $A$  и  $a$ , и гетерозигота более приспособлена, чем обе гомозиготы. Если в популяции, уже полиморфной по этой паре аллелей, произойдет инверсия, то в новой хромосоме окажется лишь один из пары аллелей, но это не будет способствовать закреплению новой последовательности генов в хромосоме. (Разумеется, если инверсия закрепляется по каким-либо иным причинам, то между нею и локусом  $A$  также может быть неравновесность по сцеплению.) Но если инверсионный полиморфизм исходно имеет место в популяции, состоящей только из особей  $AA$ , а затем в результате мутации возникает аллель  $a$ , то появляется он лишь в одной последовательности генов и неравновесность по сцеплению между инверсией и генным локусом может существовать длительное время.

Для того чтобы возникал положительный отбор в пользу закрепления новой инверсии, в популяции, как показывают

авторы, напротив, уже должна существовать некоторая поддерживаемая отбором неравновесность по сцеплению. Действительно, это следует из того факта, что отбор на снижение частоты рекомбинаций начинает действовать лишь при наличии такой неравновесности. Проведя рассуждение, обратное данному, мы можем сказать, что широкая распространенность инверсионного полиморфизма в популяциях *Drosophila* указывает на существование некоторой поддерживаемой отбором неравновесности по сцеплению в отсутствие инверсий.



## **БЫСТРО РЕАЛИЗУЮЩИЕСЯ ПРЕИМУЩЕСТВА ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ И РЕКОМБИНАЦИЙ: I. НЕПРЕДСКАЗУЕМЫЕ ВНЕШНИЕ УСЛОВИЯ**

### **ПРЕАМБУЛА**

Если при постоянных внешних условиях и существует какой-нибудь отбор в отношении рекомбинаций, так это отбор на снижение их частоты. Отсюда следует, что если возможны ситуации, в которых отбор благоприятствует высокой частоте рекомбинаций, то это должны быть ситуации, когда внешние условия изменяются в пространстве или во времени или в пространстве и во времени одновременно. В этой главе я остановлюсь на вопросе о том, имеются ли легко осуществляющиеся в природе стечения обстоятельств, при которых возникает быстро реализующееся преимущество полового размножения и рекомбинаций.

В разд. А рассмотрен отбор при переменных внешних условиях. Прежде всего я качественно описываю возможные типы непредсказуемости внешних условий и следствия, вытекающие из них в отношении отбора по частоте рекомбинаций. Я прихожу к предварительному заключению, согласно которому отбор может благоприятствовать высокой частоте рекомбинаций лишь в том маловероятном случае, когда корреляция между различными свойствами окружающей среды меняет знак от поколения к поколению. Этот вывод подтверждается затем с помощью более формальной модели конкуренции между формами, размножающимися половым и бесполом путем, в среде с флуктуирующими свойствами и с помощью численного анализа отбора по частоте рекомбинаций при флуктуирующих внешних условиях (Charlesworth, 1976).

Основной вывод разд. А состоит в том, что представление, согласно которому в непредсказуемых внешних условиях отбор благоприятствует половому размножению и высокой частоте рекомбинаций, излишне упрощено. Внешние условия должны быть непредсказуемы в некотором специальном и весьма маловероятном смысле. В разд. Б я

рассмотрю пространственно изменяющиеся внешние условия при наличии миграции. В этом случае также может осуществляться отбор на повышение частоты рекомбинаций, но это, по-видимому, требует соблюдения довольно точного соотношения между масштабом пространственной гетерогенности и характерной величиной миграции.

В разд. В обсуждается особенность большинства предложенных Уильямсом (Williams, 1975) моделей быстро реализующегося преимущества полового размножения, которая мне представляется наиболее важной. Эта особенность заключается в конкуренции между сибсами и другими близкими родственниками. Ее значение состоит в следующем. Чем более интенсивна конкуренция в потомстве пары родителей, тем меньшее число потомков остается в живых. Чем более генетически сходно между собой потомство, тем интенсивнее конкуренция между потомками. Половое размножение снижает интенсивность конкуренции, поскольку потомство получается генетически разнородным. Половое размножение обладает тем преимуществом, что создает внутрисемейную изменчивость.

Эффекты «сibs-конкуренции» трудно исследовать аналитически, поэтому я опишу численную модель (Maynard Smith, 1976f), более четко выявляющую характерные особенности моделей, предложенных Уильямсом (Williams, 1975) и Уильямсом и Миттоном (Williams, Mitton, 1973). Оказывается, сibs-конкуренция действительно может приводить к быстро реализующемуся преимуществу полового размножения или высокой частоты рекомбинаций. Однако далеко не очевидно, что эти преимущества часто будут достаточно значительными для того, чтобы уравновесить противоположно направленный отбор; некоторые из связанных с этим трудностей рассматриваются в конце раздела.

В разд. Г я обсуждаю данные наблюдений, в особенности относящиеся к географическому распределению партеногенетических разновидностей. Эти данные наводят на мысль, что половое размножение поддерживается внешними условиями, в которых, как правило, проявляются качественно новые факторы отбора, а не фиксированным набором селективных факторов, сменяющих друг друга в непредсказуемой последовательности.

## А ОТБОР ПРИ ПЕРЕМЕННЫХ ВНЕШНИХ УСЛОВИЯХ

## Качественная оценка предсказуемости

Условия, в которых живет отдельный организм, можно представить себе как набор «состояний» некоторого числа «признаков», например тепло или холодно, сухо или влажно, тесно или просторно, при наличии или в отсутствие какого-то определенного хищника. Эти признаки мы будем обозначать латинскими буквами с чертой:  $\bar{A}$  или  $\bar{a}$ ,  $\bar{B}$  или  $\bar{b}$  и т. д. Разумеется, каждый признак может характеризоваться более чем двумя состояниями, но я не думаю, чтобы это сильно сказывалось на окончательных результатах. Можно предположить, что окружающая среда является «крупнозернистой» в смысле Левинса (Levins, 1968); другими словами, каждый организм всю свою жизнь проводит при определенных внешних условиях, например  $\bar{A}\bar{B}cd\bar{E}$ . В действительности в природе животные в течение жизни сталкиваются с разными условиями, однако это не имеет отношения к нашему рассмотрению, поскольку в «мелкозернистой» среде отбор будет благоприятствовать генотипам, обладающим максимальной приспособленностью на протяжении всей жизни (Strobeck, 1975).

Прежде всего предположим, что за приспособленность к каждому признаку среды отвечает один диаллельный локус, так что каждый из аллелей приспособлен к определенному состоянию признака, например аллель  $A$  обладает повышенной приспособленностью в состоянии среды  $\bar{A}$ , а аллель  $a$  в состоянии  $\bar{a}$ ; генотип  $\bar{A}\bar{B}cd\bar{E}$  максимально приспособлен к состоянию среды  $\bar{A}\bar{B}cd\bar{E}$ . Предположение о гаплоидии сделано для простоты; в моделях, обсуждающихся на страницах 128—129, оно опущено. Отбор в гаплоидных и диплоидных популяциях приводит (по крайней мере на качественном уровне) к одним и тем же последствиям. Гораздо более существенно предположение о том, что каждый локус ответствен за приспособленность к какому-то одному признаку, характеризующему состояние окружающей среды. Это предположение обсуждается ниже, на стр. 124 и 141. Оказывается, что если принять весьма правдоподобное предположение о том, что за приспособленность к какому-либо одному признаку окружающей среды могут быть ответственны аллели нескольких локусов, то обнаружить ситуации, в которых отбор благоприятству-



ет высокой частоте рекомбинаций, становится много труднее.

Рассмотрим теперь различные типы изменяющихся предсказуемым образом внешних условий и последствия такой изменчивости для действия отбора.

*Изменчивость внешних условий предсказуема.* Предположим, что имеется пространственная изменчивость внешних условий, но что частота встречаемости различных состояний среды, например  $\bar{A}$  и  $\bar{a}$ , остается от поколения к поколению постоянной. Предположим также, что если между состояниями по различным признакам среды существует корреляция (например  $\bar{A}\bar{B}$  и  $\bar{a}\bar{b}$  встречаются чаще, чем  $\bar{A}\bar{b}$  и  $\bar{a}\bar{B}$ ), то эта корреляция также остается постоянной. Если расселение ограничено, так что потомство обычно остается жить в тех же условиях, что и родители, то максимальная приспособленность наилучшим образом обеспечивается бесполом размножением или скрещиванием между соседями. Если расселение носит случайный характер, то вероятность того, что особь с генотипом  $G$  окажется в условиях  $\bar{E}$ , остается постоянной из поколения в поколение и одинакова для всех генотипов. При этом существуют две возможности.

1. Приспособленность не зависит от частоты генотипа. Тогда приспособленность генотипа  $G$  равна

$$\sum_{\bar{E}} P \text{ (вероятность } G \text{ оказаться в условиях } \bar{E}) \times \\ \times \text{ (приспособленность генотипа } G \text{ в условиях } \bar{E}).$$

Так как оба выражения в скобках постоянны, то и приспособленность каждого генотипа также остается постоянной во времени. Следовательно, существует оптимальный генотип, и этот генотип будет постепенно вытеснять из популяции все остальные. Учет полового размножения не меняет результата (за исключением того случая, когда оптимальный генотип гетерозиготен; половое размножение в этом случае вредно).

2. Приспособленность зависит от частоты генотипа. Это предположение гораздо более правдоподобно. Если в каждой экологической нише существует регуляция, задаваемая плотностью популяции, то приспособленность генотипа будет тем выше, чем реже он встречается, что приведет к устойчивому полиморфизму (Levene, 1953; Maynard Smith, 1962).

Если в этом случае существует связь между состояниями среды по различным признакам, то отбор будет действовать против рекомбинаций. Так, если  $\overline{AB}$  и  $\overline{ab}$  встречаются часто, а  $\overline{Ab}$  и  $\overline{aB}$  редки, то генотипы  $AB$  и  $ab$  в среднем будут более приспособлены, чем генотипы  $Ab$  и  $aB$ , и рекомбинации будут разрушать хорошо приспособленные генотипы.

Существует и вторая причина, по которой отбор будет благоприятствовать низкой частоте рекомбинаций даже в отсутствие связи между состояниями среды по разным признакам. Если за приспособленность животного к какому-то признаку окружающей среды отвечают аллели двух локусов, так что, например, генотип  $A_1 A_2$  приспособлен к условиям  $\overline{A}$ , а генотип  $a_1 a_2$  — к условиям  $\overline{a}$ , то опять же рекомбинации будут разрушать хорошо приспособленные комбинации генов.

Таким образом, если масштаб изменчивости внешних условий постоянен, но условия существования каждой конкретной особи непредсказуемы, отбор либо не будет влиять на частоту рекомбинаций, либо будет действовать в сторону ее снижения.

*Изменчивость внешних условий непредсказуема.* Предположим теперь, что частоты встречаемости различных состояний окружающей среды меняются от поколения к поколению. Рассмотрим два случая.

1. Корреляция между различными состояниями остается неизменной. Другими словами, относительные частоты встречаемости различных состояний окружающей среды изменяются от поколения к поколению, но связь между состояниями остается постоянной. В этом случае отбор либо не будет влиять на частоту рекомбинаций, либо (если взаимосвязь между различными состояниями существует или приспособленность к отдельным признакам окружающей среды задается более чем одним локусом) будет действовать в сторону снижения частоты рекомбинаций. Причина состоит в следующем. Изменение частоты встречаемости какого-либо определенного состояния окружающей среды может вызвать лишь изменение частоты генов, а рекомбинации частоту генов не меняют. Единственное, что меняют рекомбинации, — это связь между аллелями, однако поскольку по предположению взаимосвязь между состояниями окружающей среды остается неизменной, измене-

ние связи между аллелями будет снижать приспособленность.

2. Корреляция между различными состояниями окружающей среды меняет знак от поколения к поколению. Это означает, что если на протяжении одного поколения жаркие места, как правило, являются сухими, а холодные — влажными, то во время жизни следующего поколения жаркие места будут влажными, а холодные — сухими. В этом случае комбинации генов у генотипов, выживших в первом поколении, окажутся плохо приспособленными в следующем поколении. Отбор будет благоприятствовать высокой частоте рекомбинаций. Однако ясно, что столь высокой степени непредсказуемости внешних условий могут противостоять лишь немногие виды.

В следующем разделе приведено несколько более формальное доказательство высказанных выше утверждений (Maynard Smith, 1971a; использованы другие обозначения). Этот раздел вполне может быть опущен читателями, готовыми принять на веру сформулированные только что выводы.

Конкуренция между популяциями, размножающимися  
половым и бесполом путем

Рассмотрим среду, характеризующуюся двумя признаками, каждый из которых может находиться в одном из двух состояний, так что возможные состояния окружающей среды суть  $\bar{A}\bar{B}$ ,  $\bar{A}b$ ,  $a\bar{B}$  и  $ab$ . Пусть частоты встречаемости этих состояний в  $n$ -м поколении равны

$$\begin{aligned} p(\bar{A}\bar{B}) &= x_n y_n + d_n, \\ p(\bar{A}b) &= x_n (1 - y_n) - d_n, \\ p(a\bar{B}) &= (1 - x_n) y_n - d_n, \\ p(ab) &= (1 - x_n) (1 - y_n) + d_n. \end{aligned} \quad (6.1)$$

Коэффициент  $d$  представляет собой очевидный аналог коэффициента неравновесности по сцеплению  $D$  (гл. 5, разд. Б), однако он характеризует некоторые особенности окружающей среды, а не частот гамет. Я предлагаю называть его «коэффициентом взаимосвязи внешних условий». Если коэффициент равен нулю, это означает, что корреляция



между различными состояниями окружающей среды отсутствует.

Предположим, что за приспособленность к каждому признаку окружающей среды отвечает один локус и что отбор столь интенсивен, что в месте, где реализуются, например, условия  $AB$ , выживает лишь оптимальный для этих условий генотип  $AB$ ; то же самое относится и к другим состояниям окружающей среды. Предположим далее, что в  $n$ -м поколении в каждом местообитании, характеризующемся определенным состоянием окружающей среды, существует одинаковое число взрослых особей, размножающихся половым и бесполом путем, и общая численность особей каждого типа равна  $T$ . Тогда  $T(x_n y_n + d_n)$  — это численность особей с генотипом  $AB$ , размножающихся половым и бесполом путем, в  $n$ -м поколении. Поставим вопрос: каких особей будет больше в  $(n + 1)$ -м поколении — размножающихся половым путем или бесполом?

Каждая особь вне зависимости от способа размножения оставляет  $N$  потомков (т. е. мы пренебрегаем преимуществом, связанным с отсутствием мужского потомства у партеногенетических самок); потомство случайным образом расселяется по местообитаниям с различными внешними условиями; особи, оказавшиеся в местообитаниях, к которым они наилучшим образом приспособлены, обладают фиксированной вероятностью  $C$  выжить (т. е. мы пренебрегаем зависящим от плотности отбором).

Рассмотрим сначала бесполок особей с генотипом  $AB$ ; их число в  $(n + 1)$ -м поколении будет равно

$$TCN(x_n y_n + d_n)(x_{n+1} y_{n+1} + d_{n+1}).$$

Общее число  $F_{AS}$  бесполок взрослых особей в  $(n + 1)$ -м поколении задается суммой четырех членов такого вида. Найдем теперь  $F_S$ , суммарное число взрослых особей в  $(n + 1)$ -м поколении, размножающихся половым путем. Я буду считать, что за одно поколение полового размножения потомство приходит в состояние равновесия по сцеплению ( $D = 0$ ). Это предположение завышает роль полового размножения, но, поскольку нас интересует лишь знак  $F_{AS} - F_S$ , это завышение несущественно.

Тогда число размножающихся половым путем потомков особей с генотипом  $AB$  составляет  $TNx_n y_n$ , а число особей с

генотипом  $AB$ , доживших до половозрелости, —  $TNCx_n y_n (x_{n+1} y_{n+1} + d_{n+1})$ ; общее число особей  $F_S$  задается суммой четырех членов такого вида. После несложных преобразований можно получить, что

$$F_{AS} - F_S = TNC [4d_n d_{n+1} + d_n (1 - 2x_{n+1}) (1 - 2y_{n+1})]. \quad (6.2)$$

Если пренебречь на время вторым членом, то из уравнения (6.2) будет следовать, что доля в популяции особей, размножающихся половым путем, будет увеличиваться, лишь если  $d_n$  и  $d_{n+1}$  имеют разный знак. Это подтверждает сделанный ранее вывод о том, что половое размножение и рекомбинации выгодны, лишь когда корреляция между различными признаками окружающей среды меняет знак от поколения к поколению.

Каков смысл второго члена уравнения (6.2)? Если  $x_n$  или  $y_n$  равны  $1/2$ , указанный член равен нулю. Следовательно, он велик лишь при наличии взаимосвязи между различными признаками окружающей среды ( $d_n \neq 0$ ) и если оба признака встречаются либо редко, либо распространены повсеместно. Конкуренция между популяциями с половым и бесполом размножением при фиксированном коэффициенте взаимосвязи между внешними условиями будет исследована несколько позднее. Детали этого анализа довольно сложны, однако выводы достойны упоминания. Имеет смысл рассмотреть два крайних случая:

Состояние среды	$\overline{A}\overline{B}$	$\overline{A}b$	$a\overline{B}$	$ab$
Частота { случай 1	0	$z$	$z$	$1 - 2z$
{ случай 2	$z$	0	0	$1 - z$

Эти случаи различаются знаком коэффициента взаимосвязи между внешними условиями. Предположим, что исходно вся популяция размножается половым путем; спрашивается, может ли в этой ситуации закрепиться популяция с бесполом размножением? В случае 2 каждый из клонов,  $AB$  и  $ab$ , обладает преимуществом над особями, размножающимися половым путем, и если в популяции присутствуют оба этих клона, то особи, размножающиеся половым путем, обречены на вымирание. В случае 1 захватить местообитание могут лишь клоны  $Ab$  и  $aB$ . Если исходно оба они присутствуют в популяции, то частота их будет увеличиваться до тех пор, пока в популяции, размножающейся

половым путем, не элиминируются аллели  $A$  и  $B$  и размножающаяся половым путем популяция сохранится лишь в местообитании  $ab$ . Ясно, что на этой стадии клон  $ab$  будет обладать такой же приспособленностью, как и особи, размножающиеся половым путем (напомню, что двукратным преимуществом, связанным с отсутствием в потомстве размножающихся бесполо особей самцов, мы пренебрегли).

Ничто в этих выводах не заставляет нас пересмотреть утверждение о том, что изменение знака  $d$  от поколения к поколению является необходимым условием выгоды полового размножения.

#### Отбор на частоту рекомбинаций в изменяющихся внешних условиях

Анализ, проведенный в предыдущем разделе, хотя и обладает преимуществами простоты и общности, не позволяет проследить динамику частот аллелей в чреде поколений при высокой и низкой частоте рекомбинаций и вполне определенной генетической системе. Модель, удовлетворяющая этим требованиям, была разработана Чарлзуорсом (Charlesworth, 1976). Он рассмотрел бесконечную популяцию случайно скрещивающихся диплоидных организмов, диаллельных по каждому из двух локусов ( $A$  и  $a$ ,  $B$  и  $b$  соответственно), в случайно изменяющихся внешних условиях и исследовал условия, при которых ген, влияющий на частоту рекомбинаций между локусами, попав в популяцию, будет увеличивать свою частоту. Выводы Чарлзуорса, основывающиеся главным образом на результатах численных экспериментов, могут быть суммированы следующим образом.

1. Отбор благоприятствует аллелю, увеличивающему частоты рекомбинаций, лишь в том случае, если приспособленности таковы, что равновесное значение неравновесности по сцеплению между подверженными отбору локусами меняется во времени. Хотя формально Чарлзуорс и не доказал, что для того, чтобы увеличение частоты рекомбинаций было выгодным, коэффициент  $D$  должен менять знак, однако ему удалось добиться роста частоты рекомбинаций лишь в случаях, когда  $D$  действительно менял знак. Таким образом, налицо хорошее соответствие между результатами Чарлзуорса и анализом, проведенным в предыдущем разделе.



2. Интенсивность давления отбора в пользу повышения частоты рекомбинаций исчезающе мала всегда, за исключением того случая, когда ген, влияющий на частоту рекомбинаций, сам тесно сцеплен с локусом, который непосредственно подвержен действию отбора.

3. Равновесное значение частоты рекомбинаций зависит от периода колебания внешних условий (или, при стохастически изменяющихся внешних условиях, от автокорреляции между условиями в последовательных поколениях) и достигает максимума при промежуточных значениях периода колебаний, составляющих примерно три-пять поколений.

Из этой работы ясно, что при изменяющихся во времени внешних условиях возможен отбор в пользу повышения частоты рекомбинаций. Однако, прежде чем принять это положение в качестве основы при объяснении существования рекомбинаций, мы должны проанализировать, как часто приходится встречаться с условиями, меняющимися таким образом, что при этом меняется знак равновесного значения неравновесности по сцеплению  $D$ . Это означает, что эпистатическое взаимодействие между локусами при определении приспособленности должно быть таково, что в некоторых поколениях максимально отличающейся от среднего значения приспособленностью должны обладать генотипы  $AB$  и  $ab$ , тогда как в других поколениях —  $Ab$  и  $aB$ . Мне представляется, что такой характер эпистатического взаимодействия — скорее исключение, чем правило. Эта трудность уже обсуждалась выше (стр.123—124) и возникнет снова при рассмотрении модели конкуренции между сибсами.

#### Б. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ

Обсуждая влияние частоты рекомбинаций на скорость эволюции (Maynard Smith, 1968a), я предположил, что типичную ситуацию, при которой рекомбинации способны ускорять эволюцию, можно представить себе следующим образом. Пусть популяция, для простоты гаплоидная, обитает в двух районах, в одном из которых оптимальным является генотип  $AB$ , а в другом —  $ab$ . Предположим теперь, что доступным для колонизации оказывается новый

район, в котором оптимальным является генотип  $Ab$ . Исходно популяция в новом районе будет состоять из особей  $AB$  и  $ab$ . Ясно, что процесс рекомбинаций при этом будет значительно ускорять распространение оптимально приспособленного к новым условиям генотипа  $Ab$ .

К сожалению, в то время я считал это явление характерным только для переходного периода и не задался вопросом, возможен ли в этом случае действующий на небольших временах отбор в пользу повышения частоты рекомбинаций при наличии равновесия между отбором и миграцией. Соответствующая модель была проанализирована в работе Слаткина (Slatkin, 1975), который показал, что неравновесность по сцеплению может поддерживаться и что отбор может благоприятствовать как повышению, так и понижению частоты рекомбинаций. Здесь я рассмотрю упрощенный вариант указанной модели, сохраняющий ее основные черты.

Пусть мы имеем бесконечную гаплоидную популяцию, полиморфную по двум локусам и находящуюся в условиях, графически представленных на рис. 9. Предполагается, что отбор действует на гаплоидные особи, причем вероятность

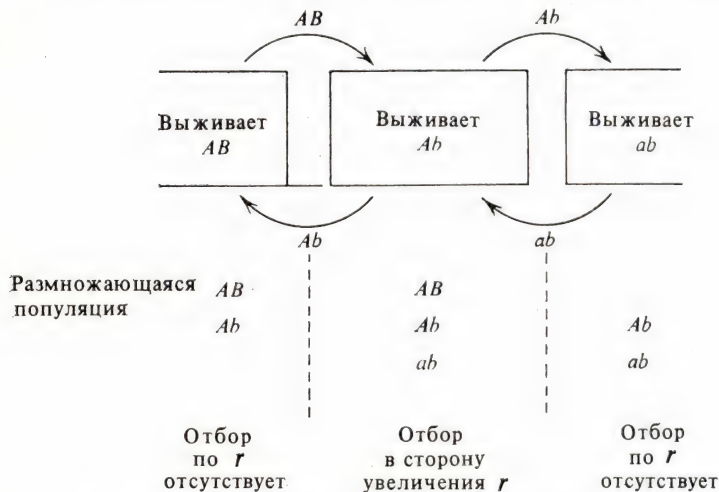


Рис. 9. Миграция в пространственногетерогенных условиях.

выживания особей с генотипами  $AB$ ,  $Ab$  и  $ab$  зависит от их местообитания. Особи могут мигрировать способом, изображенным на рисунке. После этого они образуют пары и немедленно производят новое гаплоидное потомство с участием процесса рекомбинаций или без такового, и далее жизненный цикл начинается сначала.

При этом отбор в пользу разрешения или запрещения рекомбинаций в «правом» и «левом» районах отсутствует, поскольку здесь не образуются двойные гетерозиготы. Однако в «среднем» районе гетерозиготы  $AB/ab$  образуются, и их рекомбинация селективно выгодна, поскольку приводит к появлению потомства с генотипом  $Ab$ , обладающим максимальной приспособленностью. Таким образом, в этой довольно искусственной модели действующий на небольших временах отбор на повышение частоты рекомбинаций имеет место в среднем и только среднем районе. Важной особенностью этой модели, которая и приводит к основному результату, является то, что особи с генотипами  $AB$  и  $ab$  мигрируют достаточно далеко для того, чтобы встретиться в среднем районе, но недостаточно далеко для того, чтобы такие встречи были возможны в крайних районах. Результат, следовательно, зависит от соотношения между расстоянием, на которое мигрируют отдельные особи, и протяженностью среднего района.

Рассмотрим теперь более реалистический случай одномерного (линейного) местообитания с двумя резкими границами, расположенными на расстоянии  $Z$  друг от друга, на одной из которых меняется направление действия отбора по локусу  $B$  (отбор начинает действовать против  $B$  в пользу  $b$ ), а на другой аналогичным образом меняется направление действия отбора по локусу  $A$  (рис. 10). Характерное расстояние, на которое мигрирует особь, равно  $l$ . Тогда, если  $Z \gg l/\sqrt{2}$  (случай А), мы будем иметь две независимые клины; неравновесность по сцеплению и отбор в пользу модификаторов частоты рекомбинаций будут отсутствовать. Если  $Z \ll l/\sqrt{2}$  (случай В), то будет существовать узкая центральная зона, в которой отбор благоприятствует повышению частоты рекомбинаций, и значительно более широкие участки по обе стороны от нее, в которых отбор направлен в сторону снижения частоты рекомбинаций. Наконец, если  $Z$  и  $l$  примерно одинаковы (случай Б), то



модель в основных чертах будет соответствовать ситуации, изображенной на рис. 9, и главным эффектом будет отбор на повышение частоты рекомбинаций в центральном районе.

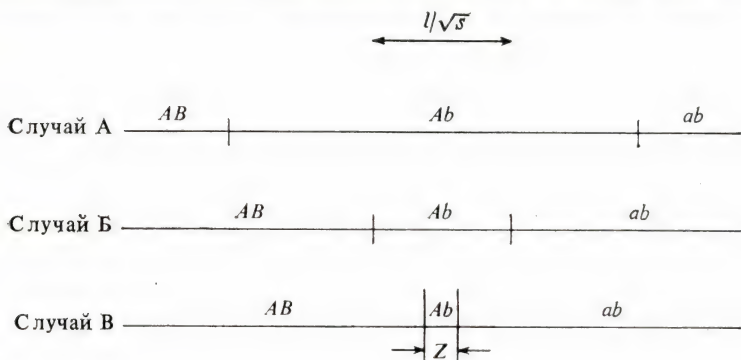


Рис. 10. Соотношение между характеристической величиной миграции  $l/\sqrt{s}$  и длиной участка *Z*, на концах которого резко меняется направление отбора. *l* — характерное расстояние, на которое мигрирует особь; *s* — интенсивность отбора.

Слаткин (Slatkin, 1975) проанализировал непрерывную модель такого типа для диплоидных особей с различными значениями приспособленностей и частот рекомбинаций. Он показал, что неравновесность по сцеплению существует, если интенсивность отбора имеет тот же порядок или выше, чем частота рекомбинаций. Он также допускает существование отбора в пользу повышения и понижения частоты рекомбинаций, подобного описанному выше, хотя и не доказал факта его существования. Вряд ли приходится сомневаться в том, что это предположение правильно, хотя, возможно, для появления такого отбора требуются эпистатические взаимодействия при определении приспособленности (предположения, заложенные в основу модели, изображенной на рис. 9, когда выживают лишь оптимальные генотипы, неявно подразумевают существование такого эпистаза).

Пространственная изменчивость внешних условий так же, как и временная, может привести к появлению отбора на повышение частоты рекомбинаций. Предположения, которые для этого должны быть сделаны, вероятно, более правдоподобны, чем в случае временной изменчивости,

однако нетрудно представить себе и такой характер пространственной изменчивости внешних условий, при котором отбор будет действовать в пользу снижения частоты рекомбинаций. В частности, если направление действия отбора по двум разным локусам изменяется в очень близко расположенных местах, то отбор будет направлен на снижение частоты рекомбинаций между этими локусами.

#### В. КОНКУРЕНЦИЯ МЕЖДУ СИБСАМИ

Модель, описанная в разд. А этой главы, была построена после дискуссий с д-ром Дж. Уильямсом, в ходе которых он предположил, что сочетание интенсивного отбора с меняющимися непредсказуемым образом внешними условиями может привести к действующему на небольших временах отбору в пользу полового размножения. Это привело меня к заключению, согласно которому для того, чтобы достичь желаемого результата, требуется специальный и маловероятный характер непредсказуемого изменения внешних условий. Когда позднее идеи Уильямса были высказаны им в ряде работ (Williams, Mitton, 1973; Williams, 1975), я понял, что они содержали одну особенность, которую я упустил из виду: Уильямс считал, что между потомками одного родителя существует конкуренция.

Причина, по которой это обстоятельство принципиально, состоит в том, что при бесполом размножении потомки одного родителя более сходны между собой, чем при половом, и соответственно конкуренция при бесполом размножении жестче. Первая известная мне формулировка этой идеи принадлежит Бейкеру (Baker, 1959), который писал: «Если бо́льшая часть семян родительского дерева образуется в результате перекрестного опыления, то между конкурирующими потомками, по-видимому, будут существовать генетические различия, что создаст возможность отбора организмов, наиболее хорошо приспособленных к доминирующим условиям обитания».

Уильямс (Williams, 1975) выразил в принципе ту же мысль столь образно, что здесь лучше всего привести его метафорическое рассуждение. Особь, размножающаяся бесполо, пишет он, подобна человеку, купившему 100 билетов в лотерею, в которой разыгрывается только один приз, и обнаружившему, что у всех билетов один и тот же номер.

Особь, размножающаяся половым путем, может быть способна «приобрести меньшее число билетов» из-за необходимости производить мужское потомство, однако по крайней мере номера у всех билетов будут различаться. Заметим, что выигрывает только один номер. Это означает, что все потомки одного родителя конкурируют между собой в одних и тех же условиях. Если потомство случайным образом расселяется по местообитаниям с различающимися условиями (как это предполагалось в модели, описанной в работе Maynard Smith, 1971a), то бесполо размножающийся родитель может быть уподоблен человеку, купившему по одному билету в сотне разных лотерей, в каждой из которых выигрывает свой номер. В этом случае ему нет дела до того, что все его билеты имеют один и тот же номер.

Модели Уильямса «вяз — устрица» и «тля — коловратка» в общих чертах описывают явление конкуренции sibсов. Хотя эти модели и побуждают к размышлениям, я не нахожу их вполне убедительными, поскольку они не доведены до конца. Другими словами, невозможно проследить поведение какой-либо из этих моделей в чреде поколений (а полностью — даже на протяжении одного поколения), чтобы понять, как в действительности меняются частоты различных типов. По этой причине я разработал собственную модель конкуренции sibсов (Maynard Smith, 1976f), включающую основные черты моделей Уильямса, и исследовал ее поведение.

Конкуренцию sibсов трудно исследовать аналитически, поэтому я воспользовался методом Монте-Карло. При этом в численном эксперименте отдельно представлена каждая особь, что требует большого машинного времени, но окупается реалистичностью модели.

Представим, что модель описывает популяцию однолетних растений двух типов: размножающихся половым путем (гермафродитно) и бесполом. Экологическая ниша состоит из  $L$  «пятен», каждое из которых может быть местообитанием одного взрослого растения. Каждое пятно характеризуется пятью признаками, а признаки в свою очередь могут находиться в одном из двух состояний, например  $A$  или  $\bar{a}$ ,  $B$  или  $\bar{b}$  и т. п. В каждом поколении состояния всех признаков отдельных пятен задаются случайно, так что все тридцать два возможных типа пятен встречаются равномерно.



Размножающиеся половым путем особи диплоидны по пяти несцепленным диаллельным локусам с аллелями  $A$  и  $a$ ,  $B$  и  $b$  и т. д. соответственно. Генотипы  $AA$  и  $Aa$  одинаково хорошо приспособлены к условиям  $\bar{A}$ , а генотип  $aa$  — к условиям  $\bar{a}$ . То же самое относится к локусам и признакам, обозначенным другими буквами. Таким образом, особи могут быть приспособлены к 0, 1, ..., 5 признакам внешней

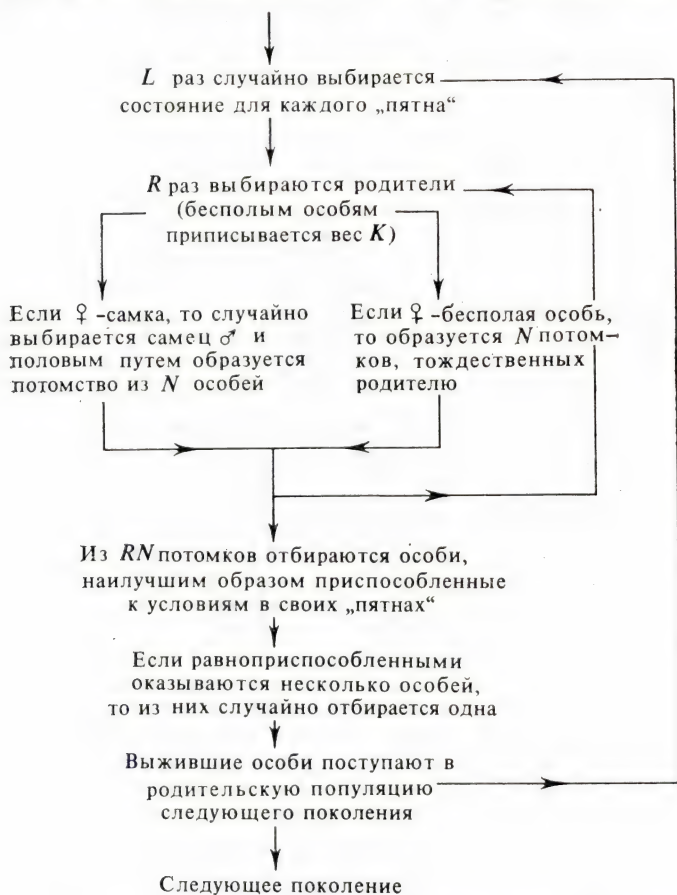


Рис. 11. Потоквая диаграмма для модели конкуренции между сибсами  
Обозначения см. в тексте.

среды; приспособленность особи зависит только от этого числа и от типа присутствующих конкурентов.

Особи, размножающиеся бесполо, дают потомство, идентичное самим себе; они могут обладать одним из тридцати двух видов возможных генотипов, каждый из которых приспособлен к определенному типу пятен. Схема постановки численного эксперимента изображена на поточковой диаграмме (рис. 11) и на рис. 12. Отметим следующие наиболее важные моменты.

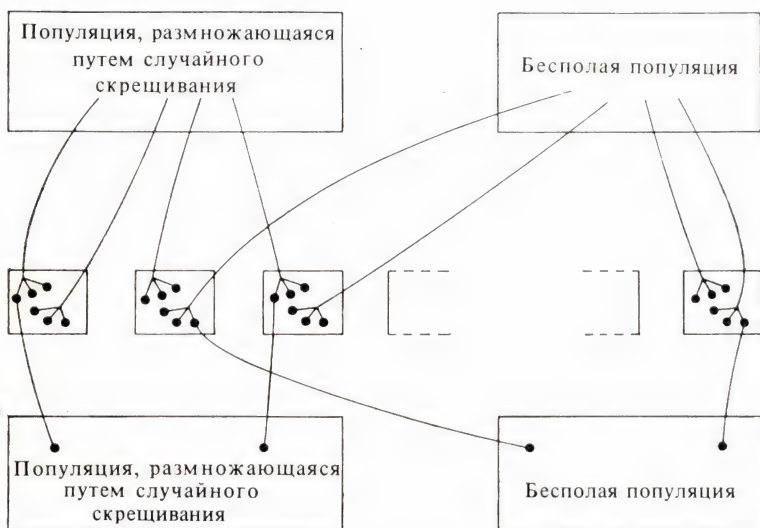


Рис. 12. Характер расселения особей в модели конкуренции между сибсами при  $N=3$  ( $N$  — число потомков, приходящихся на одного родителя),  $R=2$  (в каждом пятне представлены потомки двух родителей).

1. В каждое пятно попадает  $N$  семян от  $R$  родителей.
2. Родители выбираются случайно из числа  $L$  выживших в предыдущем поколении; доля бесполой родителей равна  $K$  и выбирается так, чтобы уравновесить преимущество бесполого размножения, связанное с отсутствием затрат на производство пыльцы.
3. Из  $RN$  семян, попавших в пятно, случайно выбирается одно из числа наилучшим образом приспособленных к условиям данного пятна.

В биологических терминах эта процедура означает, что скрещивание среди размножающихся половым путем особей происходит случайно, расселение потомства также случайно, если не считать того, что семена расселяются «пачками» по  $N$  штук. Гермафродитный характер размножения был выбран из соображений удобства моделирования; двуполовая система размножения при  $K = 1$  должна была бы вести себя так же, как использованная в настоящей модели при  $K = 2$  (двукратное уменьшение коэффициента размножения самок за счет возникновения мужского потомства может быть заменено просто уменьшением числа продуцируемых семян).

Метод отбора в каждом пятне единственной выживающей особи требует некоторого обоснования, поскольку кажется, что процесс отбора полностью детерминирован генетически. Другой способ задать отбор состоит в том, чтобы предположить, что от каждой из  $R$  самок в каждое пятно попадает  $mN$  семян ( $m > 1$ ), и до того, как начинает действовать отбор, их число в каждом пятне в результате неселективной смертности снижается до  $N$ . Тогда величина  $RN$  задает верхний предел суммарной интенсивности отбора  $W_{\max} / W$ ; действительное значение интенсивности отбора обычно бывает меньше, поскольку в большинстве пятен оказывается более чем одна особь, максимально приспособленная к соответствующим условиям, и особь, остающаяся в живых, выбирается из их числа случайно. Величина  $R$  является мерой интенсивности «межсемейного» отбора,  $N$  — мерой интенсивности «внутрисемейного» отбора.

Некоторые результаты просчета этой модели представлены в табл. 3. В каждом случае исходная популяция содержала одинаковое число особей, размножающихся половым и бесполом путем. Среди бесполок особей все 32 возможных клона были представлены равновероятно. Среди особей, размножающихся половым путем, начальная концентрация рецессивных аллелей по всем локусам составляла 0,7, что также соответствовало примерно равным частотам всех 32 возможных фенотипов. Каждая имитация прослеживала 10 последовательных поколений. В таблице приведены доли особей, размножающихся половым путем в популяции по прошествии десяти поколений. Можно сделать следующие выводы:

1. Если  $N = 1$  (конкуренция между сибсами отсутствует),



Таблица 3

Результаты различных реализаций имитационной модели конкуренции между сибсами. Доля в популяции особей, размножающихся половым путем, после 10 поколений отбора (начальное значение 0,5) (Maynard Smith, 1976 f)

Численность популяции $L$	Интенсивность отбора			Преимущество бесполого размножения ( $K$ )					
	между семьями $R$	внутри семей $N$	суммарная $RN$						
				1,0	1,2	1,4	1,6	1,8	2,0
400	20	1	20	0,48	—	—	—	—	—
400	1	20	20	0,51	—	—	—	—	—
200	2	4	8	0,97	0,69	0,29	0,09	0,10	0
200	4	4	16	1,0	0,92	0,79	0,37	0,38	0,14
200	6	6	36	—	—	0,92	0,95	0,56	0,54
400	6	8	48	—	—	—	—	0,78	0,64

то половое размножение не имеет преимущества. Этот результат можно рассматривать как подтверждение точки зрения, согласно которой непредсказуемости внешних условий как таковой еще недостаточно для создания преимущества половому размножению.

2. Если  $R = 1$  (каждое пятно занято потомством одного семейства), то половое размножение не имеет преимущества. Понятно, что если в каждой семье всегда выживает один потомок, то характер системы размножения несуществен.

3. Если и  $R$ , и  $N$  больше единицы, то половое размножение обладает преимуществом. Если окончательная доля размножающихся половым путем особей в популяции превышает 0,5, это означает, что преимущество полового размножения перевешивает соответствующее значение  $K$ . Для того чтобы преимущество полового размножения перевесило полное двукратное преимущество партеногенеза, критическое значение  $RN$  должно быть  $\sim 30-40$ ; это означает, что на каждое пятно должно попадать семян в  $30-40$  раз больше, чем на нем может вырасти взрослых растений. Важно помнить, что эта количественная оценка зависит в числе прочего от предположения о существовании пяти независимых признаков, характеризующих внешние условия. Вот почему, в частности, стоит исследовать эту

проблему аналитически. Однако, возможно, Уильямс был прав, считая, что для того, чтобы компенсировать двукратное преимущество партеногенеза, требуется очень высокая суммарная интенсивность отбора (совершенно несовместимая с генетической системой большинства высших позвоночных). Исходно в каждом численном эксперименте были представлены все 32 клона, что может быть и неоправданно. Во всех имитациях, в которых по прошествии десяти поколений оставалось заметное число особей, размножающихся половым путем, в популяции сохранялся и полиморфизм по всем пяти локусам, причем частоты рецессивных аллелей оставались равными примерно 0,7. Однако даже в популяциях, содержащих значительное число бесполой особей, сохранились не все клоны. Например, при имитации с параметрами  $L = 400$ ,  $R = 6$  и  $N = 8$ , когда исходное число бесполой особей было равно 200, а конечное — 146, по прошествии десяти поколений уцелело лишь 20 из 32 клонов. Обусловлено это случайностью выборки из конечной популяции. В бесконечной популяции зависящий от плотности отбор поддерживал бы существование всех клонов, так же как он поддерживает полиморфизм по всем локусам. В популяции же конечной численности клоны легко элиминируются благодаря генетическому дрейфу.

Для того чтобы размножающаяся половым путем популяция вымерла, не обязательно присутствие в исходной популяции всех тридцати двух клонов, однако число их все-таки должно быть значительным. В случае когда в размножающуюся половым путем популяцию был введен один бесполой клон, его численность достигла 15% от общей численности популяции, однако выше не поднялась. Это частный пример общего правила, сформулированного в гл. 4, разд. Е. Даже несмотря на двукратное преимущество, отдельный партеногенетический клон обычно не способен вытеснить своего размножающегося половым путем предшественника во всем диапазоне экологических условий.

Модель легко модифицировать таким образом, чтобы имитировать отбор на высокую или низкую частоту рекомбинаций в популяции, размножающейся исключительно половым путем. Предположения относительно внешних условий, расселения, скрещивания и отбора остаются

неизменными. В популяции представлены только диплоидные размножающиеся половым путем гермафродиты. Пусть теперь имеется шесть сцепленных локусов. Первые пять,  $AB...E$ , по-прежнему ответственны за приспособленность особей к внешним условиям. Шестой локус представлен двумя аллелями,  $R_L$  и  $R_H$ ; аллель  $R_L$  доминантен и определяет низкую частоту рекомбинаций, аллель  $R_H$  рецессивен и задает высокую частоту рекомбинаций. Локусы линейно упорядочены в последовательности  $ABCDE R$ . Частота рекомбинаций для всех пар соседних локусов равна  $C_H$  у гомозигот  $R_H/R_H$  и  $C_L$  у особей  $R_H/R_L$  и  $R_L/R_L$ ; интерференция отсутствует.

Таблица 4

Селективное преимущество рекомбинаций (Maynard Smith, 1976f)

Численность популяции $L$	Число родителей на пятно $R$	Число потомков на одного родителя $N$	Суммарная интенсивность отбора $NR$	Частота рекомбинаций		Число поколений	Концентрация аллеля $R_H$		Оценка селективного преимущества по $R_H/R_L$
				$C_L$	$C_H$		начальная	конечная	
200	4	8	32	0,0	0,5	15	0,265	0,462	+0,165
200	5	10	50	0,05	0,5	10	0,262	0,387	+0,181
400	5	10	50	0,05	0,5	6	0,330	0,426	+0,182
400	5	10	50	0,05	0,25	6	0,301	0,388	+0,189
400	5	10	50	0,05	0,25	6	0,305	0,355	+0,115
Локус $R$ не сцеплен с локусом, определяющим приспособленность									
400	5	10	50	0,05	0,5	6	0,316	0,375	0,127
400	5	10	50	0,05	0,5	6	0,272	0,325	0,147

Результаты численных экспериментов представлены в табл. 4. В последнем столбце приведены оценки селективного преимущества за поколение для гомозигот с высокой частотой рекомбинаций.

Повторные просчеты с теми же начальными условиями показывают, что при столь малых численностях популяции получаемые оценки интенсивности отбора являются лишь приближенными. Однако ясно, что имеется значительное



преимущество повышенной частоты рекомбинаций. Это преимущество не исчезает, если локус, определяющий частоту рекомбинаций, не сцеплен с локусами, определяющими приспособленность. Кроме того, в отличие от модели, обсуждаемой в гл. 7, в исследованном случае заметный отбор в пользу повышения частоты рекомбинаций сохраняется, даже когда частота рекомбинаций между соседними локусами достигает 5%.

Таким образом, анализ модели убедительно подтверждает соображения Уильямса о том, что конкуренция между сибсами может приводить к отбору в пользу полового размножения и высокой частоты рекомбинаций. Однако, к сожалению, имеются две серьезные трудности.

Приспособленность к одному признаку внешних условий  
определяют многие локусы

Предположим, что приспособленность особи к некоторому признаку внешних условий определяется двумя локусами, например принадлежащие разным локусам аллели  $A_1$  и  $A_2$  определяют приспособленность особи к высоким температурам, а аллели  $a_1$  и  $a_2$  — к низким. Тогда высокой приспособленностью будет обладать либо генотип  $A_1 A_2$ , либо генотип  $a_1 a_2$  и рекомбинации будут вредны.

К точно тому же результату мы придем, если предположим, что хотя каждый аллель определяет приспособленность к какому-то определенному признаку внешних условий, однако между различными состояниями окружающей среды существует взаимосвязь ( $d \neq 0$ ). Так, если в жарких местах всегда сухо, а в холодных — сыро, то это формально эквивалентно существованию одного признака с двумя состояниями: «жарко и сухо» или «холодно и сыро», тогда как приспособленность к этому признаку задается двумя локусами.

Как показывает рис. 13, эффект может быть весьма значителен. Если вместо пяти независимых признаков окружающей среды существует лишь четыре и приспособленность к одному из них определяется парой локусов, то слабое преимущество полового размножения сменяется преимуществом размножения бесполого.

Этот момент весьма серьезен, поскольку часто приспособ-

приспособленность к каким-то определенным факторам среды может задаваться аллелями, принадлежащими разным локусам. При этом отбор будет снижать частоту рекомбинаций между локусами, влияющими на приспособленность к одному и тому же фактору среды, и увеличивать частоту рекомбинаций между локусами, имеющими отношение к разным факторам среды (если есть конкуренция между сибсами). Эти тенденции могут быть совместимы, лишь

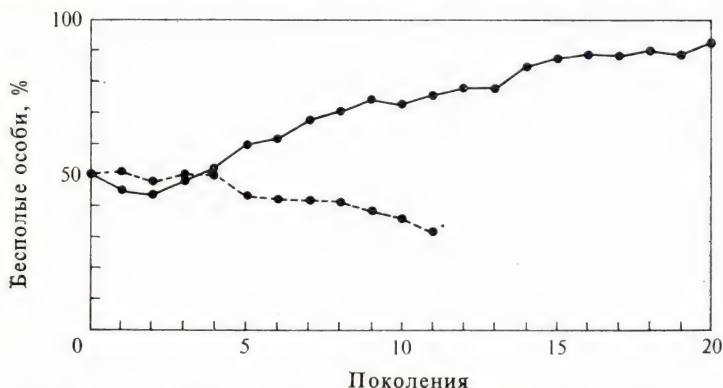


Рис. 13. Изменения доли бесполок в популяции. Сплошная линия соответствует случаю, когда четвертый и пятый признаки, характеризующие внешние условия, тождественны; пунктирная линия соответствует случаю, когда все пять признаков независимы.  $L = 400$ ,  $R = 6$ ,  $N = 8$ ,  $K = 2$ .

если возможны изменения последовательности локусов и их размещения по группам сцепления. В действительности указаний на существование сцепления между локусами с родственными функциями довольно мало. Исключение составляет специальный случай «супергенов», обсуждавшийся в гл. 5, разд. Г. Малая распространенность таких ассоциаций, вероятно, объясняется тем, что хромосомные перестройки происходят довольно редко и, как правило, не могут быть подхвачены отбором, поскольку оказывают отрицательное влияние на плодовитость.

#### Характер расселения

Для того чтобы при наличии конкуренции сибсов была выгодна высокая частота рекомбинаций, необходимо, чтобы

расселение вида обладало двумя характерными чертами: потомство не должно оказываться в условиях, аналогичных условиям существования их родителей, однако внутри потомства должна быть конкуренция. Второе требование, по-видимому, исключает из рассмотрения виды, подобные устрицам, у которых потомство расселяется столь далеко от родителей, что маловероятно, чтобы два сибса могли оказаться достаточно близко друг от друга и вступить в конкуренцию. Может быть исключено также большинство видов растений, поскольку семена чаще всего опадают вблизи родительского растения. Последнее требование, впрочем, снимается, если условия на одном и том же месте резко меняются от поколения к поколению, как это может быть, в частности, в случае, когда сам факт присутствия особи, принадлежащей к некоторому конкретному типу, делает условия обитания малопригодными для других особей, принадлежащих к тому же типу.

Г. НЕПРЕДСКАЗУЕМОСТЬ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ:  
ДАННЫЕ ПО ГЕОГРАФИЧЕСКОМУ РАСПРОСТРАНЕНИЮ  
ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ РАЗНОВИДНОСТЕЙ

Если половое размножение и высокая частота рекомбинаций возникли как адаптация к непредсказуемости внешних условий, то это должно было найти отражение в географическом распространении партеногенеза. Левин (Levin, 1975), отчасти основываясь на предшествующих обзорах Стеббинса (Stebbins, 1950), Гранта (Grant, 1958) и Бейкера (Baker, 1959), сформулировал следующие положения относительно системы размножения у растений.

1. Сорняки и виды, колонизирующие новые области, часто размножаются апомиктически или представляют собой самооплодотворяющихся гермафродитов.

2. Адаптации, ограничивающие рекомбинацию (малое число хромосом, локализованные хиазмы, облигатная гетерозиготность), наиболее широко распространены у растений, обитающих в районах с умеренным климатом.

3. В рамках отдельных видов самосовместимость и самоопыление чаще встречаются в пограничных популяциях ареала и реже — в центральных.

Напротив, в тропиках партеногенез и самоопыление



встречаются редко. Левин объясняет эти наблюдения следующим образом. Растению-сорняку не имеет смысла изменяться генетически, отслеживая изменения физических условий, уже потому, что эти условия изменяются непредсказуемым образом. Популяция, хорошо приспособленная к условиям своего обитания в данный момент, вернее всего окажется плохо приспособленной после переселения в новое местообитание. В тропиках, напротив, внешние физические условия постоянны, однако много вредителей и травоядных, непрерывно обретающих в процессе эволюции новые возможности напасть на растение. Растения, неспособные эволюционно вырабатывать новые защитные механизмы, будут обречены на вымирание. Сорняк может ускользнуть от своего врага, расселяясь в новые местообитания; растения, обитающие в более стабильных сообществах, должны непрерывно эволюционировать, чтобы противостоять все новым опасностям.

К близкому в основных чертах эмпирическому выводу в отношении животных пришли Глесенер и Тильман (Clesner, Tilman, 1978). Развивая предположение, высказанное ранее Суомалайненом (Suomalainen, 1950), они показали, что у наземных животных партеногенетические расы встречаются (если сравнивать их с ближайшими сородичами, размножающимися половым путем), как правило,

- 1) на больших высотах и в более высоких широтах;
- 2) в сравнительно засушливых местах;
- 3) в разрушенных местообитаниях;
- 4) в островных или подобных островным местообитаниях.

Эти экологические корреляции между растениями и животными отчасти объясняются тем фактом, что партеногенез (и самооплодотворение у гермафродитов) обладает преимуществом для видов, колонизирующих новые местообитания, поскольку основателем новой популяции может быть одна особь. Однако как Левин, так и Глесенер и Тилман считают, что корреляция объясняется не только этим: общей чертой, благоприятствующей бесполому размножению растений и животных, является относительная малочисленность конкурентов, хищников и вредителей. Эти авторы полагают, что половое размножение и генетические рекомбинации являются необходимыми адаптациями для

любого вида, обитающего в сложном биологическом окружении. Поскольку другие виды экосистемы эволюционируют, каждый вид, для того чтобы выжить, должен сам эволюционировать, удовлетворяя новым и новым требованиям. Сходство между этими рассуждениями и соображениями Левина, основанными на данных по распространению растений, совершенно очевидно. Фактически и то и другое есть принятие гипотезы «Черной Королевы» Ван Валена (гл. 2, разд. Г): условия обитания любого вида непрерывно ухудшаются в первую очередь не за счет изменения абиотических факторов, а в результате эволюции других видов экосистемы.

Весьма примечательно, что сравнительное изучение растений и животных независимо привело к одному и тому же заключению: половое размножение и рекомбинации наиболее существенны в сложных экосистемах, находящихся в постоянных физических условиях. Тот эмпирический факт, что партеногенез наиболее распространен у видов, колонизирующих новые местообитания, находится в полном соответствии с теоретическими соображениями о том, что непредсказуемость внешних условий сама по себе еще не благоприятствует половому размножению или рекомбинациям. Для биологически сложной и изменяющейся среды характерно непрерывное появление качественно новых факторов отбора. Это не просто последовательная смена возможностей из фиксированного набора, как было в моделях, рассмотренных в данной главе. Если бы дело этим и ограничивалось, преимущества полового размножения трудно было бы объяснить, за исключением тех случаев, которым соответствует модель, основанная на конкуренции сибсов. Что же происходит в условиях, когда непрерывно возникают качественно новые факторы отбора? Этот вопрос является главной темой следующей главы.

## БЫСТРО РЕАЛИЗУЮЩИЕСЯ ПРЕИМУЩЕСТВА ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ И РЕКОМБИНАЦИЙ: II. ОТБОР В КОНЕЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

### ПРЕАМБУЛА

В этой главе я объясню, что я считаю наиболее существенными процессами, поддерживающими в природе половое размножение и рекомбинации. Будут описаны две модельные системы, в которых действует отбор в сторону увеличения частоты рекомбинаций. На первый взгляд может показаться, что эти модели имеют мало общего между собой, однако при более внимательном рассмотрении обнаруживается, что они основываются на одном и том же фундаментальном механизме. Наиболее важны, следовательно, не детали моделей, а лежащий в их основе механизм. Получилось так, что авторы двух указанных моделей, Стробек и др. (Strobeck et al., 1976) и Фелсенштейн и Иокаяма (Felsenstein, Yokoyama, 1976), представляют этот механизм не совсем одинаково. Первая модель была задумана как иллюстрация явления «попутного транспорта» (Maynard Smith, Haigh, 1974), а вторая — как иллюстрация эффекта Хилла—Робертсона (гл. 2, разд. E). Основное различие при этом состоит не в самих точках зрения, а в словесной интерпретации математических результатов.

Методы содержательной интерпретации результатов исследования модели имеют большое значение. Построить формально корректную математическую модель, в которой растет концентрация аллеля, обуславливающего высокую частоту рекомбинаций, — это еще только полдела. Необходимо интуитивно понять, почему происходит увеличение концентрации этого аллеля, поскольку только при этом мы можем составить себе представление о разнообразии ситуаций, в которых такой механизм действует. Это особенно важно, когда (как это и было с обеими моделями) исследование производится лишь численно с помощью ЭВМ, а не аналитически. Соответственно в разд. А я вначале



отойду от основной темы, с тем чтобы изложить концепцию «попутного транспорта» в как можно более общей форме. Затем в разд. Б будет описана модель Стробека и др., и результаты исследования модели будут интерпретироваться в терминах эффекта попутного транспорта; в разд. В таким же образом рассматривается модель Фелсенштейна и Йокоямы. В разд. Г я снова отступаю от основной линии изложения, с тем чтобы обсудить влияние самооплодотворения на интенсивность отбора по частоте рекомбинаций в рамках моделей, рассматривающихся в этой главе и в предыдущей. Делаю я это потому, что существуют эмпирические данные, согласно которым частота рекомбинаций в естественно самооплодотворяющихся популяциях выше, чем в популяциях с перекрестным оплодотворением, и, следовательно, интересно посмотреть, могут ли различные модели предсказать этот эффект. Наконец, в разд. Д описанные модели рассматриваются с новой точки зрения, согласно которой рекомбинации представляются выгодными вследствие случайно возрастающей неравновесности по сцеплению, и предпринимается попытка сделать некоторые выводы общего характера.

#### А. ОТБОР ГЕНОВ И ЭФФЕКТ «ПОПУТНОГО ТРАНСПОРТА»: ОТСУЩЕНИЕ

Наиболее четкое представление об «эффекте попутного транспорта» дают эксперименты Кокса и Гибсона (Cox, Gibson, 1974) на *Escherichia coli*. Два нерекombинирующих штамма бактерий, различающиеся только тем, что один из них обладал геном-мутатором, сильно повышавшим частоту мутаций бактерий дикого типа, были помещены в условия конкуренции. Хотя исходно доля штамма с высокой частотой мутаций была малой, в каждом эксперименте она возрастала до тех пор, пока этот штамм не вытеснял полностью дикий тип. Почему это происходило? Так как большинство новых мутаций, по всей вероятности, вредны, то, казалось бы, концентрация гена-мутатора должна была уменьшаться. Авторам удалось показать, что объяснение состоит в следующем. В искусственных условиях хемостата появляется довольно много мутаций, которые, возникнув, увеличивают приспособленность бактерий, ими обладаю-

ших. Такие благоприятные мутации в первую очередь возникают у штамма с высокой частотой мутаций, и после их появления концентрация соответствующего штамма увеличивается за счет штамма дикого типа до тех пор, пока последний не будет полностью вытеснен. Так как генетической рекомбинации между штаммами нет, то увеличение частоты новой благоприятной мутации влечет за собой параллельное увеличение частоты гена-мутатора, вызвавшего эту мутацию.

Фигурально выражаясь, можно сказать, что благоприятная мутация послужила гену-мутатору как бы «попутным транспортом», воспользовавшись которым он увеличил свою концентрацию. Эффект такого «попутного» увеличения концентрации генов в диплоидных популяциях был проанализирован в работах Мэйнарда Смита и Хей (Maynard Smith, Haigh, 1974) и Томсона (Thomson, 1977). Это представление оказывается особенно полезным при рассмотрении «отбора второго порядка», действующего на гены, которые влияют на частоту мутаций и рекомбинаций. Действительно, такие гены могут не оказывать влияния на фенотип особи, и мы не должны при анализе изменения их частоты задаваться вопросом о том, как они влияют на приспособленность особи, поскольку такое влияние вообще отсутствует. Концепции индивидуального и группового отбора в этом контексте оказываются не особенно полезными. Мы должны вспомнить, что реплицируются и переходят из поколения в поколения не особи, а гены. Следовательно, нужно говорить не о выживаемости особей, а о числе копий данного конкретного гена, которое будет представлено в популяции через некоторое время.

Уильямс (Williams, 1966) утверждал, что мы должны оперировать терминами отбора генов, а Доукинс (Dawkins, 1976) отмечал, что именно такой подход необходим, если мы хотим понять механизм эволюции полового размножения. Основное предположение, которое я делаю в этой главе, состоит в следующем. Гены, вызывающие высокую частоту рекомбинаций или мутаций, изменяют набор аллелей в тех локусах, с которыми они будут связаны в последующих поколениях. Если набор аллелей при этом изменяется в среднем таким образом, что ген, отвечающий за высокую частоту рекомбинаций или мутаций, оказывается связанным

с генами или комбинациями генов, обеспечивающими высокую приспособленность, то частота генов-мутаторов и генов-рекомбинаторов также будет возрастать.

Возвращаясь еще раз к экспериментам Кокса и Гибсона по *E. coli*, уместно задаться вопросом, почему «попутный» эффект новых благоприятных мутаций превосходит аналогичный эффект гораздо более многочисленных вредных мутаций, действующий в направлении снижения концентрации гена-мутатора. Ответ состоит в следующем. Предположим, что 1000 из  $10^9$  бактерий несут ген-мутатор. У одной из этих бактерий возникает благоприятная мутация, а у остальных 999 — вредные мутации. Последние совсем не оставляют потомства, зато концентрация потомков бактерии с благоприятной мутацией растет до тех пор, пока все  $10^9$  бактерий не оказываются носителями этой мутации, а помимо этого, поскольку рекомбинации не происходят, и носителями гена-мутатора. Все дело здесь в отсутствии рекомбинаций; «сменив лошадей», ген-мутатор прекращает движение.

Разумеется, генетики недаром предпочитают оперировать приспособленностями генотипов и рассчитывать изменения частот генов, основываясь на этих приспособленностях, а не представлять себе гены как единицы, непосредственно подверженные отбору. Реально мы можем наблюдать лишь фенотипы особей — результат взаимодействия между генотипом и окружающей средой. Нам хотелось бы понять процесс эволюции фенотипов с точки зрения влияния, которое оказывают на выживание те или иные особенности строения или поведения организмов, следовательно, приспособленности естественно приписывать конкретным генотипам, находящимся в конкретных условиях. Концепцию результирующей (inclusive) приспособленности Гамильтона (Hamilton, 1964) можно рассматривать как способ избежать такого подхода, приняв во внимание тот факт, что поведение отдельной особи может оказывать влияние не только на ее собственную выживаемость, но и на выживаемость других особей — носителей идентичных генов.

Однако, по-видимому, нет необходимости придерживаться того же стиля мышления и в отношении генов, которые сами по себе не влияют на приспособленность



несущих их особей (или по меньшей мере такое влияние не обязательно), а лишь изменяют набор генов, с которыми они оказываются сцепленными в последующих поколениях. Модель, обсуждаемая в следующем разделе, является удачной потому, что ген, вызывающий высокую частоту рекомбинаций, сначала приводит к появлению новой генетической комбинации с очень высокой приспособленностью, а затем «меняет лошадей».

### Б. «ПОПУТНЫЙ ТРАНСПОРТ» И РЕКОМБИНАЦИИ

Рассмотрим следующую ситуацию. Пусть в диплоидной популяции существует сбалансированный полиморфизм по аллелям  $A$  и  $a$ . Затем в тесно сцепленном локусе появляется благоприятная мутация  $B$ . Отбор по локусу  $A$  препятствует увеличению частоты аллеля  $B$ . Будет ли отбор благоприятствовать аллелю  $C^+$  в третьем локусе, вызывающем рекомбинацию между локусами  $A$  и  $B$ , и таким образом ослаблять влияние локуса  $A$  на отбор по локусу  $B$ ?

В первую очередь удобно рассмотреть конкретный числовой пример. Пусть три диаллельных локуса диплоидной случайно скрещивающейся популяции удовлетворяют следующим условиям.

1. Пара аллелей  $A$  и  $a$  поддерживается в состоянии сбалансированного полиморфизма; приспособленности генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  составляют 0,5, 1,0 и 0,5 соответственно.

2. Благоприятный частично доминантный аллель  $B$  вытесняет из популяции рецессивный аллель  $b$ ; приспособленности генотипов  $BB$ ,  $Bb$  и  $bb$  равны 1,2, 1,0 и 0,8 соответственно.

3. Пара аллелей  $C^+$  и  $C^-$  влияет на частоту рекомбинаций между локусами  $A$  и  $B$ ;  $C^+$  — рецессивный аллель, допускающий рекомбинации. Для гомозигот  $C^+/C^+$  частота рекомбинаций между локусами  $A$  и  $B$  равна 0,01; у особей  $C^+/C^-$  и  $C^-/C^-$  рекомбинации между локусами  $A$  и  $B$  не происходят. Частота рекомбинаций между локусами  $B$  и  $C$  одинакова для всех трех генотипов и составляет 0,01.

Пусть исходно концентрации аллелей  $A$  и  $a$  отвечают равновесным значениям и равны 0,5; начальная концентрация аллеля  $C^+$  равна 0,2, локусы  $A$  и  $C$  находятся в состоянии, равновесном по сцеплению. Начальная концен-

трация  $B$  составляет  $1/2000$ , причем аллель  $B$  встречается лишь в гаметах  $AB$ ; это соответствует единичной мутации  $B$ , происшедшей в  $A$ -хромосоме в популяции суммарной численностью в 1000 особей.

Последующие изменения в частоте генов определялись затем в соответствии с детерминистической моделью; результаты этих расчетов представлены на рис. 14. Хотя

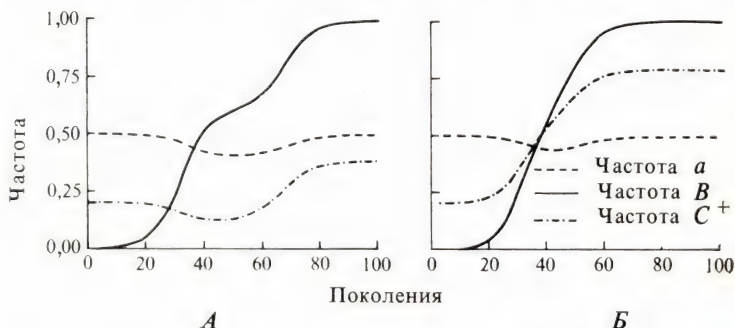


Рис. 14. Эффект «попутного транспорта» при рекомбинациях (Strobeck et al., 1976). *А*. Изменение частоты генов в случае, когда мутация  $B$  возникает в  $C^-$ -хромосоме. *Б*. Изменение частоты генов в случае, когда мутация  $B$  возникает в  $C^+$ -хромосоме. Штриховая линия — изменение частоты аллеля  $a$ , сплошная — изменение частоты аллеля  $B$ , штрих-пунктирная — изменение частоты аллеля  $C^+$ .

вычисления частот генов производились согласно детерминистической схеме, модель учитывала конечность размера популяции, поскольку предполагалось, что имела место единичная мутация  $B$ ; в бесконечной популяции в результате мутаций гаметы  $AB$  и  $aB$  возникали бы с равной частотой.

Рассмотрим сначала изменения, происходящие в локусах  $A$  и  $B$ . Частота аллеля  $B$  некоторое время растет, но затем стабилизируется, поскольку в отсутствие хромосом  $aB$  отбор по локусу  $A$  препятствует дальнейшему росту частоты  $B$ . Со временем в результате рекомбинаций образуются хромосомы  $aB$ , и в результате частота  $B$  снова возрастает, достигая 100%. Частота аллеля  $A$  вначале увеличивается, а затем, после появления хромосом  $aB$ , снова падает до равновесного значения 0,5.

Что касается локуса  $C$ , то здесь возможны два случая. Если исходно мутация  $B$  происходит в хромосоме, содержа-

шей аллель  $C^-$ , в результате чего образуется хромосома  $ABC^-$ , то частота аллеля  $C^+$  сначала уменьшается (рис. 14, А). Если же мутация  $B$  происходит в хромосоме, содержащей аллель  $C^+$ , в результате чего образуется хромосома  $ABC^+$ , то частота аллеля  $C^+$  сразу начинает возрастать (рис. 14, Б). В обоих случаях, поскольку рекомбинации между локусами  $A$  и  $B$  происходят лишь в гомозиготах  $C^+/C^+$ , гаметы  $aB$  возникают в результате рекомбинаций в особях с генотипом  $ABC^+/abC^+$  с образованием гаметы  $aBC^+$ . Поскольку частота вновь возникшей хромосомы  $aB$  возрастает, то возрастает и частота локализованного в той же хромосоме аллеля  $C^+$ . Таким образом, за время, проходящее до фиксации благоприятного аллеля  $B$ , аллель  $C^+$  два раза меняет «попутный транспорт»: на первом этапе его частота может как увеличиваться, так и уменьшаться в зависимости от того, где произошла мутация  $B$  — в хромосоме, содержащей аллель  $C^+$ , или в хромосоме, содержащей аллель  $C^-$ ; на втором этапе частота  $C^+$  всегда увеличивается.

Математическое ожидание частоты аллеля  $C^+$  по окончании процесса фиксации аллеля  $B$  рассчитывается следующим образом. Мутация  $B$  происходит в хромосоме, содержащей  $C^+$ , с вероятностью 0,2, и окончательная частота  $C^+$  в этом случае составляет 0,787; в хромосоме, содержащей аллель  $C^-$ , мутация  $B$  происходит с вероятностью 0,8, а окончательная частота аллеля  $C^+$  равна 0,383. Следовательно, математическое ожидание частоты аллеля  $C^+$  по окончании процесса равно  $0,2 \times 0,787 + 0,8 \times 0,383 = 0,464$ ; исходная частота аллеля была равна 0,2.

Этот числовой пример был описан столь подробно, поскольку он иллюстрирует существенные особенности процесса. Аллель, вызывающий высокую частоту рекомбинации, способствует образованию селективно выгодной хромосомы  $aBC^+$  и в результате получает попутный транспорт, позволяющий ей достичь высокой частоты. Стробек и др. (Strobeck et al., 1976) следующим образом суммировали результаты численных экспериментов при различных значениях параметров. Обозначим через  $\Delta p$  математическое ожидание изменения частоты аллеля  $C^+$ , вызывающего высокую частоту рекомбинаций. Тогда возможны следующие ситуации:



- 1)  $\Delta p$  равно нулю или положительно;
- 2)  $\Delta p$  сложным образом зависит от характера отбора, действующего по локусам  $A$  и  $B$ ; отбор по локусу  $A$  не обязательно должен быть более интенсивным, чем по локусу  $B$ , как это было в рассмотренном выше примере;
- 3) эффект возникает вне зависимости от механизма, поддерживающего полиморфизм по локусу  $A$ ; например, полиморфизм может поддерживаться частотнозависимым отбором;
- 4)  $\Delta p$  мало, если в отсутствие аллеля  $C^+$  сцепление между тремя локусами не является достаточно тесным. В особенности это относится к сцеплению между локусами  $A$  и  $B$ :  $\Delta p$  пренебрежимо мало, если частота рекомбинаций между локусами  $A$  и  $B$  в гомозиготе  $C^-/C^-$  превышает 0,01. Величина сцепления между локусами  $B$  и  $C$  менее существенна;  $\Delta p$  может оставаться достаточно большим при частоте рекомбинаций между  $B$  и  $C$ , равной 0,1, однако при свободной рекомбинации между  $B$  и  $C$  приближается к нулю.
- 5)  $\Delta p$  достигает максимальных значений, когда аллель  $C^+$  рецессивен, а частота рекомбинаций между локусами  $A$  и  $B$  в присутствии аллеля  $C^-$  низка. Однако  $\Delta p$  может достигать довольно больших значений и при доминантном  $C^+$ .

Итак, если в одном локусе происходит селективное вытеснение одним аллелем другого, а в другом в это время поддерживается сбалансированный полиморфизм, то возникает отбор на увеличение частоты рекомбинаций. Основным фактором, ограничивающим значение этого процесса, является характер сцепления между локусами (п. 4). Для того чтобы эффект был значительным, нужно, чтобы в отсутствие аллеля, вызывающего высокую частоту рекомбинаций, были тесно сцеплены как оба локуса, находящиеся под действием отбора, так и каждый из них с локусом, влияющим на частоту рекомбинаций. Это объясняется тем, что аллель  $C^+$  только тогда обретает достаточно надежный «попутный транспорт», когда он тесно сцеплен с благоприятной гаметой, к образованию которой он приводит. Таким образом, модель дает ответ на вопрос Тернера (Turner, 1967), почему рекомбинации вообще происходят, но не объясняет, почему они происходят столь часто, как это имеет место в действительности.

## В. ОТБОР НА ЧАСТОТУ РЕКОМБИНАЦИЙ ПРИ НАЛИЧИИ ПОТОКА ГЕНОВ

Фелсенштейн и Иокояма (Felsenstein, Yokoyama, 1976) начинают свою статью с очевидного, но по-новому освещающего проблему утверждения. Фишер (Fisher, 1930) и Меллер (Muller, 1932, 1964) показали, что межпопуляционный отбор может действовать в пользу рекомбинаций. При некоторых особых обстоятельствах те же рассуждения можно использовать для того, чтобы показать, что и внутривидовой отбор может благоприятствовать рекомбинациям. Для этого требуется соблюдение двух условий.

1. Выживание или вымирание популяций должно определяться приспособленностями составляющих популяций особей.

2. Не должно быть потока генов между состоящими из гаплоидных геномов или гамет «подпопуляциями», в одной из которых все гаметы содержат аллель  $C^+$ , вызывающий высокую частоту рекомбинаций, а другая подпопуляция не содержит этого аллеля совсем.

Второе из этих условий удовлетворяется, если аллель  $C^+$  рецессивен, а в гомозиготах  $C^-/C^-$  не происходит рекомбинаций. Тогда в соответствии с рассуждениями Фишера—Меллера  $C^+$ -подпопуляция будет быстрее накапливать полезные мутации и элиминировать вредные и в результате будет селективно вытеснять  $C^-$ -подпопуляцию. В терминах «попутного транспорта»  $C^+$ -мутации способствуют возникновению выгодных комбинаций генов и вместе с ними («на них») устремляются к фиксации.

Менее ясно, что будет происходить, если аллель  $C^+$  доминантен, поскольку в этом случае он может исключаться из хромосом, содержащих благоприятные комбинации генов, образованию которых он способствовал. Неясно также, что произойдет, если с некоторой частотой рекомбинации будут возникать в гомозиготах  $C^-/C^-$ . Фелсенштейн и Иокояма попытались ответить на первый из этих двух вопросов, построив имитационные модели малых популяций методом Монте-Карло.

В первой серии численных экспериментов они исследовали эффекты, к которым приводит последовательное появле-

ние в популяции благоприятных мутаций. Они рассматривали гаплоидные популяции численностью  $N = 100$  и  $200$  особей, половина которых исходно содержала в генотипе аллель  $C^+$ , а половина — аллель  $C^-$ . Благоприятные мутации возникали с частотой  $u$  на геном за поколение, причем каждая — в новом локусе. Относительная приспособленность особи, содержащей  $k$  благоприятных мутаций, принималась равной  $(1 + s)^k$ . Каждое поколение воспроизводилось следующим образом. В предшествующем поколении случайно подбиралась пара родителей. Если оба родителя были типа  $C^+$  (или в численных экспериментах, при которых  $C^+$  был доминантным, если один из родителей был типа  $C^-$ ), то единственный потомок образовывался посредством свободной рекомбинации между всеми локусами; в противном случае единственный потомок принимался генетически тождественным первому из двух родителей. Эта процедура повторялась  $N$  раз.

Численный эксперимент продолжался каждый раз до тех пор, пока либо аллель  $C^+$ , либо аллель  $C^-$  не фиксировался. Считалось, что отбор действует в пользу аллеля  $C^+$ , если частота его фиксации значительно превышала 50%.

Во второй серии численных экспериментов анализировались последовательные вредные мутации. Число особей в популяциях составляло  $N = 50$  и  $100$ . В остальных отношениях постановка экспериментов была аналогичной.

В случае полезных мутаций аллель  $C^+$  фиксировался гораздо чаще аллеля  $C^-$ , независимо от того, был ли он рецессивным или доминантным. Первый результат можно было предвидеть, поскольку в этом случае отсутствует поток генов между  $C^+$ - и  $C^-$ -подпопуляциями. Менее очевидно, почему частота аллеля  $C^+$  должна возрастать и в случае, когда он доминантен. Численные эксперименты проводились для значений  $u$  от 0,1 до 1,0 в случае вредных мутаций и от 0,001 до 0,01 для полезных мутаций при коэффициенте отбора  $s = 0,25, 0,5, 1$  и  $3$ . Интенсивность отбора для аллеля  $C^+$  была максимальна при больших значениях  $u$  и в случае доминантного аллеля  $C^+$  — для больших значений  $s$ .

В случае вредных мутаций аллель  $C^+$  фиксировался много чаще, чем  $C^-$ , если был рецессивен; в экспериментах же с доминантным  $C^+$  различия в частоте фиксации  $C^+$  и  $C^-$



были незначительны. Этот результат можно было предсказать заранее, имея в виду, что в  $C^-$ -подпопуляции работает «храповик Меллера». В гл. 3 было показано, что этот механизм действует, когда величина  $n_0 = Ne^{-u/s}$  мала. В условиях проводившихся численных экспериментов это требование заведомо выполняется; заметный отбор в пользу  $C^+$  на самом деле наблюдался лишь при  $u/s \geq 2$ .

Таким образом, численные эксперименты по введению вредных мутаций мало что добавляют к результатам, которые могут быть получены аналитически. Что касается полезных мутаций, то, как было показано, даже доминантный аллель, обеспечивающий свободу рекомбинаций, подхватывается отбором и вытесняет рецессивный аллель, подавляющий рекомбинации. Объяснить это в терминах «попутного транспорта» нелегко. Так, предположим, что популяция состоит из гамет  $m_1+, +m_2$  и  $++$ , где  $m_1$  и  $n_2$  — полезные мутации. Тогда гамета  $m_1 m_2$  может образоваться в результате рекомбинации в генотипах

$$\frac{m_1 + C^+}{+ m_2 C^+}, \quad \frac{m_1 + C^+}{+ m_2 C^-}$$

или в каких-либо других генотипах, аналогичных этим. В первом случае образуется гамета  $m_1 m_2 C^+$ , и аллель  $C^+$  получает попутный транспорт, правда лишь на небольшое время. Во втором же случае образуется гамета  $m_1 m_2 C^-$ . Было бы весьма желательно понять интуитивно, почему в этой ситуации в численных экспериментах аллель  $C^+$  фиксировался 1787 раз, а элиминировался лишь 813 раз.

Едва ли есть необходимость повторять, что эта идея впервые была высказана Фишером (Fisher, 1930, стр. 118). Обсуждая вопрос о том, какие факторы могут противостоять отбору на более тесное сцепление, он предположил, что если в популяции одновременно происходит отбор нескольких полезных мутаций, то ген, повышающий частоту рекомбинаций, может подхватываться отбором, поскольку он способствует образованию хромосом, содержащих по две полезные мутации. Далее он пишет: «Ясно, что для того, чтобы такой процесс эффективно противостоял постоянной тенденции к усилению сцепления, необходимо, чтобы поток полезных мутантов был достаточно интенсивен».

## Г. ВЛИЯНИЕ САМООПЛОДОТВОРЕНИЯ НА ОТБОР В ПОЛЬЗУ ВЫСОКОЙ ЧАСТОТЫ РЕКОМБИНАЦИЙ

По-видимому, одно из наиболее четко установленных эмпирических положений в отношении частоты рекомбинаций состоит в следующем: частота рекомбинаций у самооплодотворяющихся или инбредных видов и разновидностей обычно выше, чем у родственных им аутбредных (соответствующие ссылки и обзор экспериментальных данных содержатся в работах Charlesworth, Charlesworth, Strobeck, 1977; Lewis, John, 1963). Вероятно, это не просто физиологическое следствие генетической гомозиготности; действительно, было показано, например (Rees, 1956), что у ржи непосредственным физиологическим следствием инбридинга являются снижение частоты образования хиазм и увеличение ее дисперсии. Следовательно, различия между дикими разновидностями можно рассматривать как результат действия отбора на генетические последствия рекомбинации.

Возникает естественный вопрос: предсказывают ли различные модели, рассмотренные в этой и предыдущей главах, существование более интенсивного отбора в пользу высокой частоты рекомбинаций в частично самооплодотворяющихся популяциях? Этот вопрос был исследован Чарлз-уорсом и др. (Charlesworth et al., 1977). Прежде чем переходить к подробному изложению его результатов, я хочу предостеречь от излишне упрощенного подхода к этой проблеме.

Такой подход состоит в следующем. В самооплодотворяющейся популяции возможности рекомбинации аллелей понижены, поскольку большинство особей гомозиготны. Самооплодотворение понижает скорость приближения к состоянию равновесия по сцеплению в такой же степени, что и само сцепление. Следовательно, если в перекрестнооплодотворяющейся популяции существует оптимальная частота рекомбинаций между двумя локусами, то оптимальная частота рекомбинаций в самооплодотворяющейся популяции будет выше, компенсируя заниженное число возможностей.

В этом рассуждении есть две ошибки. Во-первых, упускается из виду различие между ситуациями, когда самооплодотворение изменяет равновесную частоту ре-

комбинаций и когда оно оставляет ее неизменной. Таким образом, если при самооплодотворении равновесная частота рекомбинаций выше, чем при перекрестном оплодотворении, то отбор на увеличение частоты рекомбинаций будет интенсивнее; если же равновесная частота рекомбинаций будет ниже, то справедливо обратное. Однако во многих случаях равновесная частота рекомбинаций не изменяется при переходе к самооплодотворению — так часто бывает, когда равновесная частота рекомбинаций равна нулю или 50%. В этих случаях интенсивности отбора при самооплодотворении и перекрестном оплодотворении могут различаться, однако трудно заранее сказать, в какой ситуации отбор будет более интенсивен. Второй недостаток рассуждения состоит в том, что в нем неявным образом подразумевается существование группового отбора, поскольку лишь в этом случае оптимальная частота рекомбинаций может рассматриваться как оптимальная для популяции.

В работе Чарлзуорса и др. (Charlesworth et al., 1977) получены следующие результаты.

1. Модель «попутного транспорта» Стробека и др. (Strobeck et al., 1976), в которой процесс фиксации выгодного мутанта тормозился сцеплением с полиморфным локусом. Если находящиеся под действием отбора локусы *A* и *B* и влияющий на частоту рекомбинаций локус *C* тесно сцеплены между собой, то самооплодотворение мало влияет на процесс. Если же локус *C* не сцеплен с локусами, находящимися под действием отбора, то тогда в отсутствие самооплодотворения скорость роста частоты аллеля, повышающего частоту рекомбинации, исчезающе мала, однако при 80%-ном самооплодотворении может быть значительной. Аналогично, если частота рекомбинаций между локусами *A* и *B* составляет 1% или более, то отбор в отсутствие самооплодотворения малоэффективен, тогда как при 80%-ном самооплодотворении он ощутим даже при частоте рекомбинаций между локусами *A* и *B* до 10%. Интуитивно роль самооплодотворения в этой модели представляется состоящей в том, что аллель, вызывающий высокую частоту рекомбинаций, создав селективно выгодную гамету, может пользоваться ею в качестве попутного транспорта больший срок.

2. Модель Фелсенштейна и Иокямы (Felsenstein,



Yokoyma, 1976), в которой различные выгодные аллели мешают друг другу. Если в отсутствие модификатора частоты *не* происходит рекомбинаций между выгодными мутантами *A* и *B*, то, как обнаружили Фелсенштейн и Иокояма, всегда будет иметь место некоторый отбор в пользу возрастания частоты модификатора. Если же рекомбинации между *A* и *B* с некоторой частотой происходят, то отбор может даже понизить частоту рекомбинаций. В большинстве случаев, если отбор действует в пользу увеличения частоты рекомбинаций, самооплодотворение усиливает интенсивность такого отбора.

3. *Модель отбора при изменяющихся внешних условиях Чарлзуорса* (Charlesworth, 1976). В этой модели имеется равновесное значение частоты рекомбинаций, которое может быть равно 50% или менее. Вообще говоря, при наличии самооплодотворения это равновесное значение будет больше. Самооплодотворение сильно увеличивает интенсивность отбора в пользу аллелей, увеличивающих частоту рекомбинаций.

4. *Отбор при постоянных условиях.* В этом случае, разумеется, отбор действует в сторону снижения частоты рекомбинаций. При самооплодотворении интенсивность отбора может быть больше. Причину этого можно понять, рассмотрев предельный случай, когда гомозиготы по обоим аллелям в обоих локусах летальны. Тогда в отсутствие рекомбинаций особи с генотипом *AB/ab* при самооплодотворении дают 50% жизнеспособного потомства, а если рекомбинации происходят свободно — то лишь 25%.

Итак, самооплодотворение сложным образом влияет на отбор по частоте рекомбинаций. Для объяснения того факта, что частота рекомбинаций в самооплодотворяющихся популяциях выше, чем в перекрестнооплодотворяющихся, могут быть привлечены как модели, основанные на идее „попутного транспорта”, так и модели отбора при изменяющихся внешних условиях, поскольку в обоих типах моделей существует широкий диапазон значений параметров, при которых интенсивность отбора в пользу высокой частоты рекомбинаций при самооплодотворении больше. Модель конкуренции сибсов с этой точки зрения не анализировалась.

## Д. ВЫВОДЫ

Фелсенстейн и Иокояма считают, что возможны только две концептуально различающиеся модели эволюции частоты рекомбинаций. Первая обсуждалась в разд. А гл. 6. Отбор благоприятствует высокой частоте рекомбинаций в случае, когда внешние условия меняются таким образом, что корреляция между селективно значимыми факторами меняет знак от поколения к поколению. Если это так, то отбор будет благоприятствовать рекомбинациям даже в бесконечной популяции со случайным скрещиванием и расселением. Однако трудно себе представить, чтобы мир был устроен таким образом; перефразируя Эйнштейна, можно сказать, что Господь не меняет правил игры.

В основе второй модели лежит положение о том, что в популяциях конечной численности случайные события приводят к неравновесности по сцеплению. В результате аллели в разных локусах не могут реагировать на отбор независимо друг от друга. Изменение частот аллелей в одном локусе будет препятствовать изменениям частот в другом. Один выгодный аллель не сможет зафиксироваться из-за существования отбора по другому аллелю. Вредные аллели накапливаются посредством «храповика Меллера». Фелсенстейн (Felsenstein, 1974) называют это явление «эффектом Хилла—Робертсона». Основная мысль его статьи состояла в том, что именно случайно возникающая неравновесность по сцеплению благоприятствует рекомбинациям. В то время Фелсенстейн без обиняков рассуждал в терминах группового отбора; он писал о том, как рекомбинации изменяют свойства популяций.

Цель численных экспериментов, описанных в разд. В, состояла в том, чтобы понять, может ли преимущество, которое первоначально было идентифицировано как групповое, приводить к отбору, действующему на небольших временах на уровне особей. Ясно, что отсутствие рекомбинаций может снижать среднюю приспособленность популяции. Однако частота аллеля, которая могла бы увеличить среднюю приспособленность популяции, не обязательно должна увеличиваться. Тем не менее сравнение средних приспособленностей может дать нам какое-то представление о направлении процесса. Подход Фелсенстейна состоял в

следующем. Рассмотрим вначале ситуации, в которых отсутствие рекомбинаций действительно снижает среднюю приспособленность популяции. Оказывается, что характерной общей чертой этих ситуаций является случайное возникновение в популяциях конечной численности неравновесности по сцеплению — явление, которое ранее было исследовано Хиллом и Робертсоном (Hill, Robertson, 1966). Зададимся теперь вопросом: существует ли в этих ситуациях действующий на небольших временах индивидуальный отбор в пользу генов, повышающих частоту рекомбинаций?

Как бы то ни было, ясно, что Стробек с соавторами, с одной стороны, и Фелсенштейн и Иокояма — с другой пришли к одной и той же модели. В первом случае это было благоприятствующее рекомбинациям взаимодействие между направленным отбором по одному локусу и устойчивым полиморфизмом по другому, во втором — взаимодействие между полезными (или вредными) генами. Остаются два вопроса. Являются ли предложенные Фелсенштейном два фундаментальных типа моделей единственно возможными? Если да, то достаточно ли их, чтобы объяснить рекомбинации?

Сейчас еще нельзя с уверенностью ответить ни на один из этих вопросов. Фелсенштейн и Иокояма рассматривают обсуждавшиеся в разд. Б гл. 6 модели конкуренции между sibсами как еще один пример эффекта Хилла — Робертсона. Действительно, модели основаны на предположении о том, что число родителей, потомки которых заселяют отдельное пятно, конечно. Но я не могу согласиться с тем, что модель конкуренции sibсов и модель взаимодействия при отборе полезных мутаций в разных локусах в принципе одинаковы. Когда мы спрашиваем, может ли конкуренция между sibсами объяснить частоту рекомбинаций в каком-либо конкретном случае, это приводит к вопросам относительно характера расселения и взаимосвязи между локусами и изменчивостью внешних условий, т. е. к вопросам, в корне отличным от тех, которые возникают при анализе эффекта Хилла—Робертсона и эффекта „попутного транспорта”. В настоящее время я предпочитаю рассматривать конкуренцию между sibсами как модель третьего типа.

Достаточно ли моделей, которыми мы располагаем? В конце предыдущей главы я привел причины, заставляю-



шие усомниться в том, что моделей конкуренции между сибсами и непредсказуемости внешних условий достаточно для объяснения эволюции рекомбинаций, хотя и та и другая модели играют роль в выяснении этого вопроса. Как обстоит дело с моделью «попутного транспорта» и случайной неравновесности по сцеплению? Эта модель обладает необходимой универсальностью, хотя к настоящему времени проверена лишь в двух сериях численных экспериментов при весьма специальных условиях. Она может работать когда угодно и в любых реальных популяциях, но обладает одним существенным недостатком: объясняя, почему некоторая частота рекомбинаций (небольшая или 50%-ная) лучше, чем отсутствие рекомбинаций, она не дает ответа на вопрос, почему множество рекомбинаций лучше, чем небольшое их число.

## ГЕРМАФРОДИТИЗМ, САМООПЛОДОТВОРЕНИЕ И ПЕРЕКРЕСТНОЕ ОПЫЛЕНИЕ

### ПРЕАМБУЛА

В этой главе обсуждаются факторы отбора, ответственные за эволюцию гермафродитизма в противоположность раздельнополости, а также самоопыления и инбридинга в противоположность перекрестному опылению и аутбридингу. Вопрос это сложный, поскольку ответственным за эволюцию является множество различных факторов отбора. В частности, мы должны принять во внимание

- 1) распределение ресурсов на выполнение мужских и женских функций;
- 2) относительную приспособленность инбредного и аутбредного потомства;
- 3) вероятность опыления или оплодотворения;
- 4) распределение, характер жизненного цикла и экологические адаптации данных видов.

В разд. А, Б и В рассматриваются в основном модели. В разд. А анализируется отбор по самонесовместимости у гермафродитов, возникающий из-за вредных эффектов самооплодотворения. Один из выводов этого анализа состоит в том, что в популяциях, по-видимому, должна существовать фенотипическая изменчивость по частоте самооплодотворения. Приводятся данные соответствующих наблюдений. В разд. Б анализируется характер распределения ресурсов на выполнение мужских и женских функций и возникающий в результате отбор на гермафродитный или раздельнополый способ размножения. В разд. В предполагаются еще три модели и обсуждается их связь с моделями, рассмотренными ранее. Основной вывод этого теоретического анализа состоит в том, что необходимо принимать во внимание три основных фактора: пониженную приспособленность инбредного потомства, преимущества плодовитости при самооплодотворении, когда отпадает необходи-

мость в брачном партнере, и характер распределения ресурсов.

В разд. Г и Д дается краткий обзор распространенности гермафродитизма у растений и животных. Обзор подтверждает существенность всех трех перечисленных выше факторов, но многие вопросы оставляет без ответов. В разд. Е описываются некоторые механизмы, развивающиеся в процессе эволюции у животных для предотвращения инбридинга. В разд. Ж обсуждается возможное отношение этих механизмов к виду, к которому принадлежим мы с вами.

Полезно, вероятно, сказать несколько слов о терминологии. Я не без внутреннего сопротивления решил строго придерживаться зоологической терминологии, говоря о животных, и ботанической — говоря о растениях. Так, например, животные, у которых самцы и самки суть самостоятельные организмы, называются раздельнополыми, а растения с аналогичным способом размножения — двудомными. Гермафродитным называется животное, производящее и яйца, и сперму; яйца и сперма могут продуцироваться как одновременно, так и последовательно. Растение называется гермафродитным, если в его цветках развиваются и пыльца, и семяпочка; растение, на котором образуются мужские и женские цветки, называется однодомным. Однако при обсуждении теорий, имеющих одинаковое отношение и к животным, и к растениям, я буду использовать термин «гермафродитный» в отношении особей, сочетающих в себе оба пола, а также в отношении видов, состоящих из таких особей, а термин «раздельнополый» в отношении видов, у которых самцы и самки — самостоятельные организмы. Я надеюсь, что точный смысл терминов будет ясен из контекста.

#### А. ОТБОР ПО САМОСОВМЕСТИМОСТИ У ГЕРМАФРОДИТОВ

Если между инбредными и аутбредными особями нет различия в приспособленности, то гермафродиты, способные к самооплодотворению, получают непосредственное преимущество над организмами, к этому неспособными. Итак, рассмотрим популяцию самонесовместимых гермафродитов. Если численность популяции остается посто-



янной, каждая особь в среднем вносит вклад в два генома следующего поколения: один раз как самец и второй раз как самка. Редкие мутанты, способные к самооплодотворению, будут в среднем вносить вклад в три генома последующего поколения: два потомка будут оставаться от самооплодотворения и один — от перекрестного оплодотворения, в котором мутант выступает в качестве самца. Некоторые гермафродитные животные (например, улитки *Helix* и *Succinea*) неспособны к самооплодотворению, а у растений эволюционно выработался ряд механизмов (аллели самостерильности, гетеростилия, протандрия), либо предотвращающих самоопыление, либо снижающих его частоту. Ясно, что должно существовать некоторое быстродействующее преимущество перекрестного размножения, и очевидно, что состоит оно в том, что потомство от перекрестного размножения обычно бывает более приспособленным, чем потомство, развивающееся в результате самооплодотворения.

Представим себе гермафродитное растение. Насколько менее приспособленным должно быть потомство самоопыляющихся растений, для того, чтобы в популяции поддерживалась самонесовместимость? Допустим, что самоопыление вызывается рецессивной мутацией  $m$ , так что особи  $m/m$  самоопыляются всегда, а особи  $m/+$  и  $+/+$  — никогда. Пусть приспособленности особей, развивающихся при самоопылении в первом, втором, третьем и т. д. поколениях, составляют  $V_1, V_2, V_3 \dots$  соответственно, а приспособленность потомства от перекрестного опыления равна единице. Эти приспособленности могут рассматриваться как коэффициенты либо при вероятности выживания, либо при численности семян или пыльцы, продуцируемых при размножении. Наконец, пусть  $f$  — доля семян, оплодотворяемых в самонесовместимом растении; будем считать, что в самосовместимом растении оплодотворяются все семена. Можно показать (Maynard Smith, 1977b), что частота редкого мутанта  $m$  будет расти, если

$$\alpha = 1 + \frac{V_1}{f} + \frac{V_1 V_2}{f^2} + \frac{V_1 V_2 V_3}{f^3} + \dots > 2. \quad (8.1)$$

Когда приспособленности всех последовательных поколений, возникающих при самоопылении, одинаковы и равны

$V$ , то неравенство (8.1) принимает вид  $[1 - (V/f)]^{-1} > 2$ , или  $V/f > \frac{1}{2}$ . Условие (8.1) выписано для начального повышения частоты редкого гена, вызывающего самосовместимость. Дальнейшее увеличение его частоты трудно исследовать аналитически. Можно, однако, показать, что если  $V$  постоянно, то при  $V/f > \frac{1}{2}$  частота гена самосовместимости будет расти вплоть до фиксации.

Вполне возможно, что существуют такие  $\alpha > 2$ , при которых вначале частота редкого гена самосовместимости несколько возрастает, однако ген никогда полностью не фиксируется в популяции. Такая ситуация может иметь место, если в первом и втором поколениях самоопыления приспособленность падает не слишком сильно, однако резко падает почти до нуля, если самоопыление происходит более чем в нескольких последовательных поколениях.

Фактически имеются три возможности.

1.  $\alpha < 2$ . Этот случай представлен на рис. 15. Отбор благоприятствует полной самонесовместимости.



Рис. 15. Среднее число  $\bar{V}$  потомков, производимых в день одной парой родителей в инбредной линии *Drosophila subobscura* (соответствующее значение в исходной аутбредной популяции принято за единицу) (Hollingsworth, Maynard Smith, 1955).

2.  $\alpha > 2$ , но  $V_i$  (приспособленность в  $i$ -м поколении самоопыления) для некоторых  $i$  очень малы. Отбор будет действовать либо в пользу генетического полиморфизма по самоопылению, либо в пользу генотипа, допускающего самоопыление с некоторой частотой.

3.  $\alpha > 2$  и  $V_i$  не мало ни для каких значений  $i$ . Отбор будет благоприятствовать самоопылению.

Итак, пока мы обсудили переход к самоопылению от перекрестного опыления. Что можно сказать об обратном процессе? Пусть, как и ранее,  $V$  — приспособленность растений, возникших в результате самоопыления, а приспособленность потомства перекрестного опыления равна единице и  $f$  — вероятность оплодотворения семязпочки в самостерильном растении. Пусть в популяции самоопылителей возникает редкий доминантный мутант  $M$ , такой, что растения с генотипом  $M/+$  не самоопыляются. Растения  $M/+$  производят в  $f/V$  раз больше потомков, чем самоопылители, и передают ген  $M$  половине своего потомства. Следовательно ген самостерильности будет распространяться в популяции, если  $V < f/2$ .

Можно показать, что то же самое условие,  $V < f/2$ , должно выполняться для распространения гена самостерильности в популяции самосовместимых особей с высокой частотой перекрестного опыления, достигаемого, например, вследствие однодомности или протандрии. На самом деле возникновение самостерильности в таких видах более вероятно, чем в видах, размножающихся исключительно самоопылением, по двум причинам.

1. Самоопыляющиеся виды образуют мало пыльцы, так что значение  $f$  будет мало.

2. Самоопыляющиеся виды лучше приспособлены к перекрестному опылению, так что значение  $V$  будет велико.

Один из результатов проведенного анализа состоит в том, что во многих популяциях может иметь место промежуточная частота самоопыления — либо в форме генетического полиморфизма по самостерильности, либо вследствие частичной самостерильности отдельных особей. Существуют данные о том, что это действительно так. Эллард, Калер и Клег (Allard, Kahler, Clegg, 1977) определили частоту самоопыления в популяциях растений, исследовав частоту изоферментов у сеянцев, которые проросли из



семян, собранных в природных условиях. Нехватка гетерозигот по отношению к их числу, ожидаемому исходя из соотношения Харди—Вайнберга, указывает на инбридинг, который является основным следствием самоопыления. Результаты этих авторов, полученные по шести видам, приведены в табл. 5. *Lolium multiflorum* представляет собой типичное самонесовместимое растение, однако в некоторых популяциях более 30% семян образуются в результате самоопыления. Овсяг *Avena barbata* является типичным самоопылителем, однако до 7,5% семян могут образовываться в результате перекрестного опыления. Характер размножения у *Collinsia sparsiflora* варьирует от полного самоопыления до почти полностью случайного перекрестного опыления.

Таблица 5

Частота  $t$  перекрестного опыления у нескольких видов растений по данным о ферментах (Allard et al., 1977)

Вид	Частота $t$ , %	Число популяций
<i>Avena barbata</i>	0,1—7,5	21
<i>A. fatua</i>	0,1—1,6	9
<i>Bromus mollis</i>	7,0—14,0	2
<i>Lolium multiflorum</i>	68,0—104,3	11
<i>Collinsia sparsiflora</i>	0,0—84,0	11
<i>Hordeum vulgare</i>	0,0—8,5	3

Рассматривая ситуацию с *Lolium* несколько более подробно, Эллард и его коллеги обнаружили, что у большинства растений некоторое число семян образуется в результате самоопыления, а отдельные растения являются умеренно самосовместимыми. Хотя исследование еще не закончено, представляется очевидным, что по меньшей мере некоторые из межпопуляционных различий, ясные из таблицы, имеют генетическую природу. В четырех популяциях, расположенных на трансекте длиной 100 м, обнаружены разные частоты перекрестного опыления. Крайние популяции, заселявшие плоские, хорошо увлажненные участки, характеризовались меньшей частотой самоопыления по

сравнению с центральными популяциями, расположенными на сухих склонах. Та же связь между высокой частотой самоопыления и относительной сухостью местообитаний наблюдалась для родов *Avena* и *Collinsia*. Это согласуется с выводами, приведенными в гл. 7, разд. Г.

Наиболее труднообъяснимая особенность данных по *Lolium* состоит в том, что оценки частоты самоопыления, сделанные по пяти различным локусам, колеблются от 1 до 24%. Это можно было бы объяснить, если бы существовала неравновесность по сцеплению между изоферментными локусами и локусом самонесовместимости, но и то не без труда.

Представляется уместным несколько подробнее обсудить возможные генетические последствия длительного инбридинга. Рис. 15 показывает, что средняя приспособленность у *Drosophila subobscura* падает до очень низкого уровня после 6—7 последовательных поколений скрещивания между братьями и сестрами, но затем снова возрастает. На протяжении последующих 200 поколений она никогда вновь не снижается до минимального уровня, но и никогда не поднимается до значений, типичных для аутбредных мух. Я думаю, что такая картина обычна для инбредных линий видов, в природных условиях размножающихся аутбредно (см., например, Lerner, 1954).

Если бы вредный эффект инбридинга полностью объяснялся действием рецессивных леталей, то инбридинг быстро приводил бы к элиминации этих леталей и затем приспособленность линии возрастала бы до значений, типичных для аутбредной популяции. Тот факт, что этого не происходит, может объясняться двояко:

1) по некоторым локусам обе гомозиготы обладают меньшей приспособленностью, чем гетерозиготы;

2) в исходной популяции было много аллелей, в гомозиготном состоянии обладающих слегка пониженной приспособленностью; некоторые из этих аллелей в силу случайных причин фиксируются в линии на первых стадиях инбридинга.

Проверить экспериментально, какое из этих объяснений правильно, довольно трудно, однако в любом случае в конце концов должны образовываться гомозиготы с высокой приспособленностью. Как отмечал Фишер (Fisher, 1930), даже при наличии гетерозисных локусов рано или поздно

произойдет дупликация локуса и генотип  $A/a$  будет замещен генотипом  $Aa/Aa$ ; не исключено, правда, что популяции придется ждать соответствующей дупликации очень долго.

В данном контексте важен не детальный механизм инбредной депрессии, а вопрос о том, может ли инбредная депрессия в природных условиях быть снята в результате длительного инбридинга. Экспериментальные данные не дают окончательного ответа на этот вопрос. Джинкс и Мазер (Jinks, Mather, 1955) утверждали, что гибридная сила бывает менее выражена у видов, обычно размножающихся посредством самоопыления, и это, по-видимому, верно. Однако даже в высокоинбредных видах растения, возникшие в результате перекрестного опыления, могут обладать, по крайней мере в  $F_1$ , повышенной приспособленностью. Например, Маршалл и Эллард (Marshall, Allard, 1970) обнаружили, что частота гетерозигот среди взрослых растений в дикой популяции *Avena sativa* выше, чем можно было ожидать исходя из частоты гетерозигот у семян.

Какова судьба видов, у которых самооплодотворение превалирует? Если самооплодотворение — это единственный способ размножения вида, то такой вид, как и всякая партеногенетическая популяция, будет обладать недостатком, проявляющимся спустя длительное время. Однако похоже на то, что самооплодотворяющиеся виды способны образовывать множество биотипов. Это определено так в случае *Avena* (Allard, Jain), а также самооплодотворяющихся брюхоногих моллюсков рода *Rumina* (Selander, Kausman, 1973). Кроме того, отдаленные результаты эволюции существенно различаются для 100%-ного и 99%-ного самооплодотворения, а как у рода *Avena*, так и у рода *Rumina* перекрестное оплодотворение с некоторой частотой все же происходит. В настоящее время специалисты по теоретической популяционной генетике еще мало что могут сказать о видах с таким характером размножения.

#### Б. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЕСУРСОВ У ГЕРМАФРОДИТОВ

В этом разделе я рассмотрю вопрос о том, при каких обстоятельствах гермафродиты, распределяя свои ресурсы на выполнение мужских и женских функций, могут передать свои гены значительно большему числу потомков, чем



особи, выполняющие только мужские или только женские функции. Предположим, что гермафродиты самонесовместимы. Пусть  $m$ ,  $f$  и  $h$  — число самцов, самок и гермафродитов в популяции соответственно. Один самец производит  $N$  спермиев, самка —  $n$  яиц, а гермафродит —  $\alpha N$  спермиев и  $\beta n$  яиц. Таким образом, возможности гермафродита определяются парой чисел  $\alpha$  и  $\beta$ . Считается, что фенотип особи находится внутри «множества приспособленностей» (Levins, 1968), как это изображено на рис. 16.

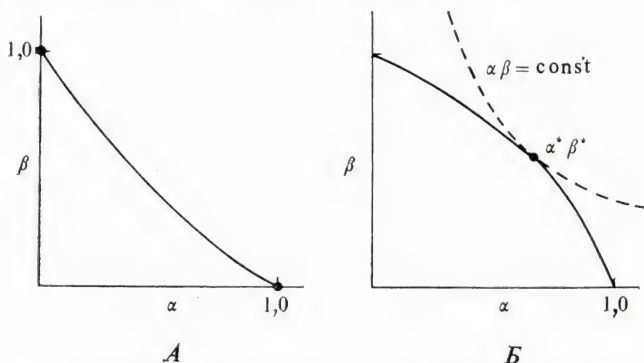


Рис. 16. Множество приспособленностей при распределении ресурсов на выполнение мужских и женских функций (Charnov, Maynard Smith, Bull, 1976).  
Смысл символов  $\alpha$  и  $\beta$  ясен из текста.

Предположим вначале, что яйца и спермии составляют единый пул. Пусть  $R$  — общее число потомков в популяции;  $W_m$ ,  $W_f$  и  $W_h$  — «приспособленности» самцов, самок и гермафродитов соответственно, определенные как математическое ожидание числа потомков в каждом случае. Тогда

$$\text{общее число спермиев} = N(m + \alpha h),$$

$$\text{общее число яиц} = n(f + \beta h)$$

и, следовательно,

$$W_m = R \left( \frac{1}{m + \alpha h} \right); \quad W_f = R \left( \frac{1}{f + \beta h} \right);$$

$$W_h = R \left( \frac{\alpha}{m + \alpha h} + \frac{\beta}{f + \beta h} \right).$$

Предположим теперь, что пол (или двуполость) особи определяется аутосомными генами; тогда в равновесной популяции приспособленности всех представленных в ней типов должны быть одинаковы (см. обсуждение эволюционной устойчивости в гл. 9, разд. А). Другими словами, частота гена, переводящего особей в тип с максимальной приспособленностью, будет увеличиваться.

Рассмотрим вначале раздельнополюю популяцию;  $h = 0$ ,  $W_f = W_m$ . Тогда из уравнения (8.2) получаем  $m = f$ . Это означает, что соотношение полов равно 1 : 1, как и предсказывалось Фишером (Fisher, 1930). Вопрос о соотношении полов будет обсуждаться ниже (гл. 9), однако заметим, что указанное соотношение получено в рассматриваемой модели без введения концепции родительской заботы о потомстве. Зададимся теперь вопросом, может ли раздельнополая популяция противостоять вторжению мутанта-гермафродита? Ответ ясен: может, если  $W_f = W_m > W_h$  или, в силу уравнения (8.2),

$$\alpha + \beta < 1. \quad (8.3)$$

Это означает, что если множество приспособленностей ограничено вогнутой кривой (рис. 16, А), то устойчива раздельнополая популяция; если же эта кривая выпуклая (рис. 16, Б), то устойчива гермафродитная популяция.

Этот результат впервые был получен Чарновом и др. (Gharnov et al., 1976). В этой же статье исследовались условия существования раздельнополости при преимущественном распространении организмов женского или мужского пола, а также было показано, что в гермафродитной популяции эволюционно устойчивым является такое распределение ресурсов, при котором максимизируется величина  $\alpha \times \beta$ . Заметим, что если производство яиц и спермы ограничено в основном одним и тем же ресурсом, то  $\alpha + \beta \approx 1$ . В таком случае  $\alpha \times \beta$  максимально при  $\alpha = \beta$ , а это означает, что гермафродит на мужские и женские функции должен распределять примерно равные доли ресурсов (Maynard Smith, 1971b).

Важным результатом этого анализа является то, что вогнутость кривой, ограничивающей множество приспособленностей, указывает на раздельнополость, а выпуклость — на гермафродитизм. Возникает естественный во-

прос: какие факторы определяют вогнутость или выпуклость? Прежде чем обсуждать этот вопрос, необходимо отказаться от предположения о том, что все яйца и спермии образуют единый пул, которое было сделано для того, чтобы можно было считать вклад всех яиц и всех спермиев в формирование следующего поколения равновероятным. Заметим, однако, что предыдущее рассуждение остается в силе, если считать, что гермафродит с фенотипом ( $\alpha$ ,  $\beta$ ) участвует в размножении  $\alpha$  раз, оставляя то же число потомков, что и типичный самец, и  $\beta$  раз, оставляя то же число потомков, что и типичная самка. Имея в виду такую новую интерпретацию модели, я перечислю теперь ряд факторов, которые могут приводить к выпуклости множества приспособленностей и, следовательно, к гермафродитизму; проблема рассматривается «с точки зрения растений», поскольку большинство высших растений гермафродитны.

1. У всех видов растений период, в течение которого ресурсы должны быть направлены на производство пыльцы, приходится на более раннее время, чем период, когда созревают семена. В результате гермафродиты расходуют ресурсы на размножение гораздо более длительное время, чем самцы и самки. Это может означать (хотя и не является логически необходимым следствием), что гермафродиты отводят на размножение гораздо большее количество ресурсов и, следовательно, множество приспособленностей выпукло. То же самое рассуждение применимо к животным, высиживающим яйца или вынашивающим потомство.

2. У растений, опыляемых насекомыми, цветки почти всегда гермафродитны. Это служит потенциальным источником экономии ресурсов, поскольку один и тот же орган, привлекающий насекомых-опылителей, выполняет и мужские, и женские функции. Выпуклость множества приспособленностей, как и в предыдущем случае, не является при этом логически необходимой, однако для большинства правдоподобных моделей распределения ресурсов она действительно имеет место. В этой области еще многое предстоит исследовать. Если такая экономия ресурсов и на самом деле важная причина широкой распространенности гермафродитизма у растений, то можно ожидать, что двудомность будет чаще встречаться у видов, опыляемых



ветром и водой, и похоже, что это действительно так. Напротив, виды животных, у которых хорошо развиты «дорогостоящие» структуры, служащие исключительно или главным образом для выполнения функций какого-либо одного пола (например, орудия нападения и защиты, органы передвижения и совокупления), как правило, должны быть раздельнополыми.

3. Для прикрепленных организмов математическое ожидание числа потомков, приходящихся на одну гамету, по-видимому, должно представлять собой убывающую функцию числа гамет. Рассмотрим гермафродитное растение. Допустим, что оно производит  $N$  пыльцевых зерен, которые затем опыляют половину семянпочек, находящихся от них в непосредственной близости. Вряд ли эта доля увеличится вдвое, если будет производиться  $2N$  пыльцевых зерен, и совершенно очевидно, что при увеличении числа пыльцевых зерен до  $3N$  утраиваться эта доля не будет. Тот же самый закон «убывающей отдачи» применим и к семенам, если только их число не очень мало или если они не рассеиваются очень далеко от родительского растения. Между сеянцами растения, роняющего семена в непосредственной близости от себя, вероятно, должна возникать конкуренция, приводящая к тому, что доля выживающих семян будет представлять собой убывающую функцию их числа. Любой из этих эффектов будет делать множество приспособленностей гермафродита выпуклым. (Этот ход рассуждения подсказали мне д-р Э. Чарнов и д-р Дж. Вулл).

Три указанных фактора — более длительный период распределения ресурсов, наличие органов, осуществляющих выполнение и мужских, и женских функций, и «закон убывающей отдачи» у прикрепленных организмов, обязанный своим существованием конкуренции между гаметами и между потомством, — суть основные факторы, делающие множество приспособленностей для гермафродита выпуклыми. Важным эффектом, приводящим к раздельнополости, является возрастание скорости отдачи с ростом инвестиций. Это может происходить, например, у полигамных животных, у которых мелкие самцы достигают весьма скромных успехов при размножении, тогда как крупные — очень значительных (ср. с рассуждением Трайверса и Уилларда; Trivers, Willard, 1973, стр. 162).

## В. ДРУГИЕ МОДЕЛИ ГЕРМАФРОДИТИЗМА

Гизелин (Ghiselin, 1969, 1974) предлагает три модели эволюции гермафродитизма, на которых мы вкратце остановимся.

## Модель «низкой плотности»

Если вид часто существует в условиях низкой плотности, если особи ведут прикрепленный образ жизни или мало-подвижны, если они, как правило, осваивают новые, незаселенные местообитания, то у представителей раздельнополых видов будут возникать трудности при отыскании брачного партнера. Это был один из основных обсуждавшихся выше факторов отбора, благоприятствующих самосовместимости у гермафродитов; он же будет обуславливать отбор гермафродитов среди однополых особей. В такой ситуации, однако, даже самонесовместимые гермафродиты обладают некоторым селективным преимуществом, поскольку для них каждая встреченная особь является потенциальным брачным партнером, тогда как для однополых особей потенциальными брачными партнерами является лишь половина особей (Tomlinson, 1966).

Насколько существен этот эффект — трудно сказать. Как будет показано ниже, гермафродитизм действительно широко распространен в ситуациях, когда затруднены встречи брачных партнеров. У растений такие гермафродиты обычно самосовместимы; то же самое, вероятно, справедливо в отношении животных, хотя получить соответствующие данные в этом случае довольно трудно. Лично я полагаю, что может существовать сильный отбор в пользу некоторой степени самосовместимости, возможно, такой, какая обнаружена у улиток *Biomphalaria*, которые в изоляции способны к самооплодотворению, но переходят к перекрестному оплодотворению, когда предоставляется такая возможность. Таким образом, крайне необходима дополнительная информация о самосовместимости у животных-гермафродитов. Если окажется, что многие гермафродиты при низких плотностях популяции самосовместимы, то этот предсказанный Томлинсоном эффект может быть весьма важным.

### Модель «преимущественных размеров»

Это модель чередующегося гермафродитизма, который может быть выгоден, когда мужские и женские функции лучше осуществляются особями разного размера. Например, если яйца лучше всего откладывают крупные особи, будет выгоден протандрический гермафродитизм, а если между самцами происходит борьба за самок, предпочтительным окажется протогонический гермафродитизм.

### Модель «популяционно-генетических последствий»

Это не столько модель, сколько напоминание о том, что гермафродитизм может приводить к некоторым последствиям для генетической структуры популяции. Гизелин (Ghiselin, 1969) обсуждает два конкретных эффекта. Во-первых, чередующийся гермафродитизм может приводить к понижению частоты скрещиваний между братьями и сестрами, точно так же протандрический или протогонический гермафродитизм снижает частоту самоопыления у растений. Во-вторых, гермафродитизм может увеличивать эффективную численность популяции (Murray, 1964). Так, популяция, состоящая из  $N$  гермафродитов, имеет ту же эффективную численность, что и популяция, состоящая из  $N/2$  самцов и  $N/2$  самок, но большую эффективную численность, чем раздельнополая популяция из  $N$  особей с соотношением полов, отличным от  $1:1$ . Почему этот второй эффект может иметь какое бы то ни было селективное значение, не вполне понятно.

Суммируя, можно сказать, что модели «преимущественных размеров» и «популяционно-генетических последствий» гермафродитизма могут иметь некоторое отношение к эволюции чередующегося гермафродитизма. Модель низкой плотности популяции в том виде, как она сформулирована Томлинсоном (Tomlinson, 1966) и Гизелином (Ghiselin, 1969), может помочь объяснить, почему гермафродитизм обнаруживается у видов, для которых поиски брачного партнера (или опыление) затруднены, однако я думаю, что в таких видах будет действовать сильный отбор в пользу самосовместимости или партеногенеза.



Г. ГЕРМАФРОДИТИЗМ, ОДНОДОМНОСТЬ  
И ДВУДОМНОСТЬ У РАСТЕНИЙ

Для многих высших растений гермафродитизм является исходным эволюционным состоянием, а однодомные и двудомные разновидности во многих случаях возникают от гермафродитных предшественников независимо. Преимущества гермафродитизма с точки зрения распределения ресурсов были указаны в разд. Б этой главы: ресурсы на размножение «отпускаются» в течение более длительного периода; одни и те же цветковые органы выполняют мужские и женские функции; у прикрепленных организмов отдача от производства дополнительных гамет уменьшается с ростом их числа (первое и последнее благоприятствуют также однодомности растений).

Основным селективным фактором, действующим в пользу двудомности, является, по-видимому, предотвращение инбридинга. То же самое, вероятно, справедливо и для однодомности; представляется, что от самосовместимого гермафродита эволюционно проще перейти к однодомности или двудомности, чем выработать эффективный механизм самостерильности. Такую точку зрения подтверждают две группы данных. Во-первых, двудомность обычно обнаруживается в семействах, в которых самостерильность эволюционно не возникла [см. данные Бейкера (Baker, 1959) о семействе *Caryophyllaceae*, в котором самостерильность не встречается ни разу, тогда как двудомность эволюционно возникла по крайней мере в трех случаях]. Во-вторых, однодомные растения почти никогда не бывают самостерильными (Godley, 1955).

Таким образом, для высших растений обычно характерна следующая картина. Гермафродитизм является типичным способом размножения, поскольку он обеспечивает оптимальное распределение ресурсов. Двудомность и однодомность в конечном счете менее эффективны в отношении перекрестного опыления, чем самостерильность, но зато легче достигаются. Проиллюстрируем эту картину на примере островной флоры и флоры лесов.

Бейкер (Baker, 1955) утверждает, что большинство растений, расселяющихся на большие расстояния, например представители флоры океанических островов, являются самосовместимыми гермафродитами. Этот вывод оспари-

вается Карлкви́стом (Carlquist, 1965, 1966), опирающимся в основном на собственные данные по флоре Гавайских островов. На этих островах 27,5% видов двудомны, тогда как для континентальной флоры типичное значение этой величины составляет менее 5%. На первый взгляд это явно противоречит утверждению Бейкера. Однако Бейкер отстаивает свою исходную точку зрения в краткой, но весьма интересной статье (Baker, 1967). Он считает, что первоначально заселившие Гавайи растения были действительно самосовместимыми гермафродитами, а двудомность возникла впоследствии в процессе эволюции. В соответствии с этой точкой зрения высокая частота двудомности на островах обусловлена тем, что ни один из первопоселенцев не обладал самостерильностью, и в ответ на отбор против инбридинга эти виды пошли по относительно более легкому эволюционному пути приобретения двудомности. В числе прочих доводов в поддержку этой точки зрения Бейкер подчеркивает, что на островах нет гетеростильных растений; почти все такие растения самостерильны и потому неспособны к колонизации удаленных островов.

Некоторые данные по системам размножения у лесных растений приведены в табл. 6. Наиболее замечательный вывод [известный уже Дарвину (Darwin, 1876)], который можно сделать на основе этой таблицы, состоит в том, что

Таблица 6

Соотношение между различными лесными растениями с разным характером размножения

Тип леса	Ярус	Гермафродиты	Однодомные	Двудомные	Источник данных
Листопадные леса Великобритании (4 типа)	Деревья	50—57	14—30	20—33	Baker (1959)
	Кустарники	60—89	0—38	0—23	
	Травы	86—93	0—9	0—9	
Пять североамериканских лесов умеренного пояса	Деревья	0—27	60—83	6—17	Bawa, Opler (1975)
Семь тропических лесов	Деревья	41—68	10—22	22—40	Bawa, Opler (1975)

частота двудомности среди деревьев много больше, чем среди кустарников, а среди кустарников много больше, чем среди трав. В табл. 6 приведены данные лишь для Великобритании. Однако при исследовании тропических лесов Коста-Рики (Bawa, Opler, 1975) оказалось, что двудомными являются 22% деревьев и 11% кустарников, тогда как среди 300 видов трав двудомным является лишь один, а среди выющихся растений и эпифитов двудомных нет совсем. Естественно сделать вывод, что чем больше растение, тем больше для него вероятность самооплодотворения и тем сильнее отбор по системе, предотвращающей самооплодотворение.

Двудомные растения в тропических лесах опыляются главным образом насекомыми, а двудомные деревья в лесах умеренного пояса являются в основном ветроопыляемыми. Возможно, это отражает относительную распространенность насекомых и характер ветров в этих двух местообитаниях. Очень высокая частота однодомных деревьев в лесах умеренного пояса Северной Америки совершенно необъяснима. Однодомность у деревьев может быть довольно эффективным механизмом перекрестного опыления, так как мужские и женские цветки располагаются обычно на разных частях дерева. Однодомные растения, как правило, опыляются ветром или водой, в результате они утратили такие органы привлечения насекомых, как лепестки и нектарники, и, следовательно, переход к гермафродитным цветкам не может принести им никакой выгоды с точки зрения более экономного использования ресурсов. Итак, если растение произрастает в таком месте, где ветер является достаточно эффективным фактором опыления, однодомность обеспечивает достаточно высокую степень перекрестного опыления и эффективное размещение ресурсов.

В заключение надо сказать, что имеющиеся данные не позволяют окончательно принять точку зрения, согласно которой отбор в пользу перекрестного опыления в тропическом поясе гораздо эффективнее, чем в местообитаниях с умеренным климатом (гл. 7, разд. Г). Доля двудомных среди тропических растений очень высока (22—44%), но это, по-видимому, в первую очередь отражает тот факт, что это именно деревья, а не то, что они тропические.



## Д. ГЕРМАФРОДИТИЗМ У ЖИВОТНЫХ

Наиболее полный обзор гермафродитизма у животных дан в работах Гизелина (Ghiselin, 1968, 1974). С гермафродитизмом связаны следующие основные черты экологии и жизненного цикла животных.

1. Прикрепленный образ жизни; например, гермафродитами является большинство впунтрипорашицевых, плеченогих и морских звезд. Существует, однако, множество исключений.

2. Паразитизм; например, целые таксономические группы, такие, как трематоды и ленточные черви, и многие изолированные паразитические виды в группах свободноживущих раздельнополых животных, таких, как ракообразные, немертины и переднежаберные брюхоногие моллюски; основные исключения составляют *Nematoda* и *Acanthocephala*.

3. Глубоководность; встречается у костистых рыб, двустворчатых моллюсков и ракообразных.

4. Планктонный образ жизни; например, сальпы, щетинкочелюстные и крылоногие моллюски.

5. Выведение потомства; гермафродитные виды, выводящие свое потомство, обнаружены во множестве групп, в том числе у актиний, двустворчатых моллюсков, плеченогих и иглокожих.

Трудно сказать, в какой степени эти связи объясняются преимуществами нахождения брачного партнера, а в какой — оптимальным размещением ресурсов. Среди глубоководных и паразитических организмов широкая распространенность гермафродитизма поддерживается первым селективным механизмом. Наиболее ярко проявляющаяся связь с выводением потомства легче всего объясняется характером распределения ресурсов; животные, ухаживающие за потомством, расходуют ресурсы в течение более длительного промежутка времени, так же как это происходит у гермафродитных растений. Связь с прикрепленным образом жизни может объясняться обеими причинами. Однако многие прикрепленные организмы бывают столь многочисленны, что трудно поверить, чтобы поиски брачного партнера представляли для них серьезную проблему. С другой стороны, личиночные стадии многих прикреплен-

ных животных ведут планктонный образ жизни, так что аргумент, основанный на оптимальности распределения ресурсов (закон убывания отдачи при увеличении производства яиц), в данном случае неприменим. Наконец, связь гермафродитизма с планктонным образом жизни совершенно непонятна, хотя, может быть, соображения по поводу оптимального распределения ресурсов, относящиеся к прикрепленным организмам, применимы также и в случае планктонных организмов.

Я не берусь оценить эти сравнительные данные. Основная трудность заключается в острой нехватке сведений о том, способны ли гермафродиты к самооплодотворению. По крайней мере для некоторых паразитов-гельминтов известно, что это так: интенсивность отбора сильно возрастает, поскольку одна особь способна колонизовать организм хозяина. Однако в этой области необходимы дальнейшие исследования, основанные на четком представлении о существовании других селективных возможностей.

#### Е. ПРЕДОТВРАЩЕНИЕ ИНБРИДИНГА У ЖИВОТНЫХ

По-видимому, у раздельнополых животных существует равновесие между факторами отбора, действующими за и против инбридинга, аналогичное равновесию между самооплодотворением и перекрестным оплодотворением у гермафродитов. Низкая приспособленность инбредных особей создает отбор в пользу неродственного скрещивания, но он должен уравниваться отбором в пользу инбридинга, действующим по причинам, аналогичным тем, которые создают отбор в пользу самооплодотворения у гермафродитов. Так, если бы вредных эффектов инбридинга не существовало, самка, скрещиваясь со своим братом, увеличивала бы свою результирующую приспособленность вследствие увеличения в последующих поколениях числа генов своего брата (Bengtsson, 1978); при этом предполагается, что забота о потомстве невелика или вовсе отсутствует и что самец, скрещиваясь со своей сестрой, не уменьшает при этом шансов на скрещивание с другими самками.

Вообще говоря, равновесие между факторами отбора, по-видимому, должно благоприятствовать неродственному

скрещиванию. Животные могут снижать частоту скрещиваний между близкими родственниками двумя способами:

1) опознавая родственников и воздерживаясь от скрещивания с ними;

2) расселяясь до наступления половозрелости таким образом, что случайные встречи между близкими родственниками становятся маловероятными.

Опознавание может происходить посредством прямого определения генотипического сходства, указывающего на близкое родство. Что касается высших животных, то мне неизвестны случаи предотвращения инбридинга с помощью такого механизма, хотя функционирование классов скрещивания у простейших и аллелей самонесовместимости у высших растений относится именно к этому типу. Единственным у высших животных случаем, когда опознавание генотипа, казалось, бы, влияет на предпочтение при скрещивании, является «феномен редких самцов» в отряде двукрылых (Ehrman, 1972), но и в этом случае самки скорее выбирают не неродственных им самцов, а самцов, принадлежащих к локально редкому типу. Однако, если феномен редких самцов основан на опознавании генотипов, есть надежда, что мы обнаружим и другие случаи, когда инбридинг предотвращается в результате генетического распознавания родственности отношений.

Представляется все более правдоподобным, что животные воспринимают как сибсов любых особей, выращиваемых теми же родителями, независимо от того, являются ли они в действительности генетическими сибсами. Такое поведение легче может возникнуть эволюционно и в природных условиях будет оказывать такое же влияние на снижение инбридинга. Есть соответствующие данные на этот счет. Хилл (Hill, 1974) показал, что если у оленьих мышей *Peromyscus maniculatus* потенциальные родители выросли вместе, то размножение происходит позднее независимо от того, являются ли они действительно братом и сестрой. Возможно, эта задержка происходит в результате задержки спаривания, но возможно также, что она обусловлена нарушениями нормального хода развития на последующих стадиях, например при имплантации. Как и следовало ожидать, Хилл обнаружил также, что число новорожденных в помете при скрещивании между истинными братом и



сестрой меньше, а смертность потомства выше, чем при скрещиваниях между «молочными братьями и сестрами».

Эффект, обнаруженный Хиллом, может быть распространен довольно широко, но, вероятно, все же основной способ, с помощью которого животные избегают инбридинга, основан на различии характеров расселения представителей разных полов. Различить два указанных способа не всегда удастся, поскольку расселение представителей одного пола может быть обусловлено отказом представителей другого пола скрещиваться с ними.

Птицы, по-видимому, предотвращают инбридинг в основном благодаря характеру расселения, а не посредством опознавания родственников. Гринвуд и Харви (Greenwood, Harvey, 1976, 1977) показали, что у семи видов воробьиных, у которых кормовая территория определяется и в основном охраняется самцом, особи обоих полов для размножения обычно возвращаются в места, расположенные неподалеку от тех, где они вылупились, однако эта приверженность к месту своего рождения у самцов больше, тогда как самки чаще размножаются на заметном расстоянии от места рождения. Авторы считают, что эта асимметрия эволюционно возникла для того, чтобы избежать вредных эффектов инбридинга. Ясно, что ту же роль с равным успехом может играть обратная асимметрия; авторы считают, что представители пола, захватывающие территорию в «фамильных владениях», получают от этого дополнительное преимущество. Такой вывод подтверждается тем фактом, что у принадлежащих также к отряду воробьиных *Carduelis chloris*, у которых расселение из-за непредсказуемости размещения источников корма велико, половых различий в характере расселения не наблюдается. Каждая пара удерживает за собой небольшую не кормовую территорию, а пары образуются зимой еще до выбора мест размножения.

В настоящее время нет никаких оснований считать, что у птиц существуют еще какие-то преграды инбридингу, основанные на опознании родственников. Среди данных по большой синице (*Parus major*), собранных в Уизем-Вуд неподалеку от Оксфорда, Балмер (Bulmer, 1973) обнаружил три случая скрещивания между братом и сестрой и два — между матерью и сыном. Эти числа довольно хорошо совпадают с ожидаемыми исходя из данных о характере

расселения птиц без предположения об избежании родственных связей на основе индивидуального опознавания. Балмер обнаружил существование некоторой инбредной депрессии как в отношении гнездовой смертности, так и в отношении выживаемости слетков до достижения половозрелости. Из 42 птенцов, выведенных этими пятью парами (всего семь выводков), ни один не дожил до размножения. В действительности это не столь неожиданно, как кажется: математическое ожидание числа доживших до размножения в этом случае равно примерно трем.

У животных, ведущих групповой образ жизни, самцы, выросшие в одной группе, обычно по достижении половозрелости переходят в другую группу. Яркий пример такого рода представляет оливковый бабуин *Papio anubis*. Пакер (Packer, 1975) в результате шестилетнего изучения трех стай бабуинов обнаружил, что из 41 зарегистрированного перехода из одной стаи в другую 39 было сделано самцами и еще два — одной самкой и ее несовершеннолетней дочерью. Ни один из самцов, достигших половозрелости в период исследования, не остался в своей родной стае. Существуют указания на то, что непосредственной причиной, по которой самцы оставляют стаю по достижении половозрелости, является то, что самки в родной стае отказываются скрещиваться с ними.

Число публикаций на эту тему, в особенности число работ, посвященных млекопитающим, быстро увеличивается. Переход самцов из группы в группу, по-видимому, распространен повсеместно. Например, Дрикеймер и Весси (Drickamer, Vessey, 1973) описали характер переходов самцов из группы в группу у индийских макаков-резусов, *Macaca mulatta*, завезенных на острова Пуэрто-Рико. Поведение этих животных было аналогично наблюдавшемуся позднее Пакером у оливковых бабуинов. Однако переходы из группы в группу обнаружены и среди самок шимпанзе (Pusey, 1977), горилл (Harcourt, Stewart, Fossey, 1976) и южноафриканских гиеновых собак (Frame, Frame, 1976).

Трудно представить себе, чтобы эти межгрупповые переходы могли эволюционно возникнуть каким-либо иным путем, чем благодаря предотвращению вредных эффектов инбридинга. Как отмечалось выше, в отсутствие таких эффектов результирующая приспособленность самки после

скрещивания с братьями скорее повышалась бы. К настоящему времени нам неизвестно ни одной преимущественно эндогамной группы млекопитающих, но будет удивительно, если их не окажется вовсе.

#### Ж. ТАБУ НА КРОВОСМЕШЕНИЕ У ЧЕЛОВЕКА

Одна из немногих черт, универсальных для всех человеческих культур, состоит в запрете на определенные типы браков между родственниками. Браки между ближайшими родственниками (родителями и детьми, братьями и сестрами) запрещены почти повсеместно, а у большинства культур существуют запреты и на браки между более отдаленными родственниками. Возможны три пути происхождения этих запретов.

1. Происхождение и поддержание запретов не имеют ничего общего с биологическими последствиями инбридинга. Смысл их следует искать в чем-то ином, например в обеспечении экономических связей и дружественных отношений между группами. Такова в основном точка зрения антропологов.

2. Люди избегают кровосмешения, поскольку обратили внимание на вредные последствия инбридинга и правильно истолковали причинно-следственные связи. Эта точка зрения представляется маловероятной. Шэлл и Ниль (Schull, Neel, 1965), изучая потомство от браков между двоюродными братьями и сестрами в Японии, обнаружили, что инбредная депрессия у человека действительно имеет место, однако для того, чтобы установить это, им понадобилась вся мощь современной статистики. Последствия браков между отцами и дочерьми или между братьями и сестрами, однако, гораздо более очевидны (Adams, Neel, 1967) и были выявлены, по-видимому, уже давно. В этом случае мнение о вредных последствиях браков между двоюродными братьями и сестрами могло возникнуть в результате обобщения. Однако маловероятно, чтобы события развивались таким образом.

3. Наши предки, еще не достигшие ранга человека, уже вели себя так, что частота инбридинга была понижена, поскольку такой способ поведения возник в результате действия естественного отбора. Когда основными способа-



ми коммуникации стали общение с помощью символов, мифотворчество и культурная преемственность, «преграды к кровосмешению» сменились «табу на кровосмешение».

Мне кажется вполне естественным предположить, что у наших далеких предков-животных преграды к кровосмешению возникли эволюционно, поскольку известно, что такие преграды возникли у других приматов. Представляется также правдоподобным, что, когда наши предки обрели самосознание, они привлекли для закрепления уже существовавшего характера поведения доводы рассудка, мифы и социальные санкции. Утверждение Леви-Стросса (Levi-Strauss, 1968) о том, что табу на кровосмешение представляет собой характеристическую черту начальной человеческой культуры, с одной стороны, тавтологично, а с другой — совершенно неверно. Если при этом подчеркивается обусловленность самого термина «табу» культурой, то это тавтология, поскольку не может быть культуры без культуры. Если же ударение делается на том, что поведение животных не исключает кровосмешения, то это утверждение неверно.

Существуют ли какие-либо прямые данные о том, что избегание человеком кровосмешения — это нечто большее, чем приобретение культуры? Вероятно, наиболее показательны данные по изучению кибуцев в Израиле, в которых дети обоих полов воспитываются совместно (Talmon, 1964; Shepherd, 1971). Хотя при этом никакого сознательного социального давления против браков между лицами, воспитывавшимися вместе, нет, Шепард отмечает, что такого случая не было зарегистрировано ни разу среди 2769 браков между представителями второго поколения жителей кибуцев. Это явно указывает на то, что при поисках брачного партнера люди отдают предпочтение лицам, с которыми они не слишком близко знакомы. Такое предпочтение вполне могло возникнуть эволюционно, поскольку оно снижает частоту инбридинга.

Один из аргументов, часто используемых против биологической интерпретации происхождения запрета на кровосмешение у человека, состоит в том, что детали этих запретов существенно различаются и не всегда совпадают со степенью генетического родства. Утверждается также, что правила, регулирующие в обществе заключение браков,

изменяются слишком быстро, чтобы это могло объясняться генетическими причинами.

Эти возражения обсуждались недавно в работе Александера (Alexander, 1977a). Он безоговорочно согласен с тем, что различия в социальной организации различных обществ не обусловлены генетическими различиями, и идет дальше, утверждая, что некоторые черты систем родственных связей у человека, ранее рассматривавшиеся как несовместимые с точкой зрения, согласно которой поведение людей организовано таким образом, что всегда увеличивает их результирующую приспособленность, в действительности вовсе не противоречат ей, если принять во внимание неопределенность отцовства. Приведем два примера. У некоторых племен брат матери ребенка играет большую (а иногда даже гораздо большую) роль в воспитании ребенка, чем его предполагаемый отец. Если бы отцовство было несомненным, такой обычай был бы несовместим с концепцией максимизации результирующей приспособленности. Если же отцовство сомнительно, то предполагаемый отец может вовсе не иметь общих генов с ребенком, тогда как по крайней мере  $\frac{1}{8}$  генов брата матери в генотипе ребенка содержится. Однако, как отмечает Грин (Greene, 1978), для того чтобы доля генов брата матери в генотипе ребенка была в среднем больше доли генов предполагаемого отца ребенка, необходимо, чтобы вероятность предполагаемого отца в действительности быть отцом детей своей жены была менее 27%.

Второй случай относится к запретам на браки между различными категориями двоюродных братьев и сестер — между так называемыми «параллельными» двоюродными братьями и сестрами, связанными родством между двумя сестрами или двумя братьями, и «перекрестными», связанными родством между братом и сестрой. В большинстве современных обществ не делается различий между этими категориями, и при моногамии степень родства в этих категориях одинакова. В примитивных же обществах, как отмечает Александер, часто может оказаться, что параллельные двоюродные братья и сестры связаны много более тесным родством, чем перекрестные; так будет, например, в случае, если некто последовательно женится на двух сестрах или если человек отдает свою жену брату. Поэтому запреты на браки между параллельными двою-

родными братьями и сестрами встречаются чаще, чем между перекрестными.

По этому поводу Александер (Alexander, 1977b) отмечает, что, по всей вероятности, аргументы, основанные на понятии результирующей приспособленности, не будут приниматься во внимание социологами и антропологами до тех пор, пока нет возможности предложить непосредственный механизм реализации того или иного поведения, другими словами, пока мы не сможем предложить способ, посредством которого соответствующее поведение могло бы возникнуть в процессе индивидуального развития. Такой механизм должен согласовываться с тем, что нам известно о процессе обучения у людей. Так, Александер считает, что различные структуры поведения, соответствующие разным культурам, не возникли в процессе генетической эволюции как адаптации к этим культурам. Однако необходимо представить себе процесс индивидуального развития, задаваемый генетической структурой, одинаковой в разных обществах, но обеспечивающей возможность того, что у особей, живущих в разных обществах, разовьются разные способы поведения, максимизирующие тем не менее их приспособленность в условиях соответствующих обществ.

Я думаю, что найти такой непосредственный механизм реализации различных способов поведения не так-то просто. Мне представляется более правдоподобным, что причины расхождения между обычаями в различных обществах лежат в истории культуры и вряд ли связаны с результирующей приспособленностью. Но пытаться предложить единое объяснение различным системам брачных отношений у человека и запретам на кровосмешение, игнорируя тот факт, что наши предки, по всей вероятности, избегали скрещивания между близкими родственниками задолго до того, как научились говорить, было бы проявлением профессиональной узости и ограниченности.



## АНИЗОГАМИЯ И СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ

### А. МЕТОДЫ: УСТОЙЧИВЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ СТРАТЕГИИ

В этой главе я принимаю как данное, что сопровождающийся сингамией мейоз представляет собой неотъемлемую черту жизненного цикла, и рассматриваю вопрос: почему и при каких обстоятельствах селективно выгодно производить гаметы разного размера (анизогамия) и, если известно, что такие гаметы производятся, то что определяет долю особей в популяции, продуцирующих крупные и мелкие гаметы (соотношение полов). Работы по эволюции соотношения полов, начиная с работ Фишера и до работ Гамильтона и Трайверса, представляют одну из наиболее ярких глав в развитии эволюционной теории. Их идеи весьма элегантны и часто поддаются проверке, однако оказываются неожиданно сложны для понимания, так что имеет смысл сделать несколько предварительных замечаний.

Мы должны сосредоточить наше внимание на гене, способном оказывать влияние на соотношение полов, и ответить на два вопроса: во-первых, каким образом этот ген может влиять на соотношение полов и, во-вторых, каким образом он может максимизировать свою представленность в последующих поколениях. Рассмотрим эти вопросы последовательно.

Как ген влияет на соотношение полов?

1. Ген может действовать в размножающемся организме, влияя на долю каждого пола в потомстве. У родителя гетерогаметного пола он может влиять на долю гамет, определяющих тот или иной пол, у родителя гомогаметного пола — оказывать влияние на успех тех или других гамет в оплодотворении, у родителей женского или мужского пола — влиять на выживаемость потомков того или другого пола. Но во всех перечисленных случаях ген будет действовать, оказывая влияние на «поведение» одного из родителей.

2. Ген может влиять на определение пола особи, в генотипе которой он находится.

3. Ген может влиять на успех хромосомы, в которой он локализован, в процессе мейоза (т.е. «мейотический драйв»), или на успех гаметы, в которой он находится. Хотя эти два случая физиологически различаются, они рассматриваются совместно, поскольку их зачастую трудно дифференцировать.

Хотя гены во всех рассмотренных выше случаях действуют в родителе, в потомке и в гамете соответственно, они передаются в составе хромосом. Особую категорию составляют влияющие на пол особи гены, которые переносятся цитоплазматически. Этой последней категории я касаться не буду. Известно, однако, что цитоплазматические «гены» существуют [например, фактор «соотношения полов» у дрозофилы (Poulsen, Sakaguki, 1961); фактор мужской стерильности у гинодвудомных растений (Lewis, 1941)].

В большинстве работ, в которых обсуждается соотношение полов, в том числе в книге Фишера (Fisher, 1930), речь идет лишь о генах первого типа. Когда одновременно присутствуют гены более чем одного типа, ситуация усложняется. Например, Трайверс и Уиллард (Trivers, Willard, 1973), обсуждая конфликт между родителями и потомством при определении соотношения полов, фактически обсуждают конфликт между генами, относящимися к первому и второму типам. Мы сначала рассмотрим вопрос о соотношении полов в предположении, что существуют лишь гены первого типа, а затем остановимся на некоторых ситуациях, когда функционирование генов сказывается и на других фазах жизненного цикла.

Как определить направление эволюции соотношения полов? Один из методов основан на рассмотрении пары аллелей, скажем  $A$  и  $a$ , с разным влиянием на соотношение полов и анализе вопроса, будет ли один из них стремиться к фиксации, а если нет, то какова будет равновесная частота аллелей? Однако более эффективен поиск «устойчивой эволюционной стратегии», или УЭС. Этот подход неявно использовался в книге Фишера (Fisher, 1930 г.). Гамильтон (Hamilton, 1967), работая уже после создания Фон Нейманом и Моргенштерном (Von Neumann, Morgenstern, 1953) теории игр, явным образом использовал понятие «неулучшаемой

стратегии»; аналогичный математический подход, но без ссылки на теорию игр, применял Мак-Артур (MacArthur, 1965). Концепция УЭС, близкая концепции «неулучшаемой стратегии» Гамильтона, но более общая, была разработана независимо Мэйнардом Смитом и Прайсом (Maynard Smith, Price, 1973) при анализе стратегии соперничества у животных и с тех пор применялась ко множеству проблем, при которых оптимальная стратегия особей зависит от того, как ведут себя другие (Maynard Smith, 1976d).

Попросту говоря, УЭС — это такая стратегия, при которой в популяции, где почти все особи действуют в соответствии с УЭС, мутант, поведение которого отличается от общепринятого, не получает никакого преимущества. Более формально, возвращаясь к соотношению полов, мы можем определить УЭС так. Мы ищем соотношение полов  $s^*$ , которое эволюционно устойчиво в том смысле, что никакой мутантный аллель  $g$ , обуславливающий соотношение полов  $s$ , отличное от  $s^*$ , не будет обладать преимуществом над типичным аллелем  $g^*$ , при котором соотношение полов равно  $s^*$ . Другими словами, частота  $s$  аллеля в последующих поколениях не будет увеличиваться. Если мы можем найти соотношение полов  $s^*$ , обладающее указанным свойством, это означает, что популяция будет эволюционировать до тех пор, пока соотношение полов не достигнет устойчивого значения (разумеется, в предположении, что имеется соответствующая генетическая изменчивость).

#### Б. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИСПЕРСИЯ СООТНОШЕНИЯ ПОЛОВ

Прежде чем непосредственно приступить к проблеме, следует обсудить еще один вопрос. Казалось бы, можно утверждать, что соотношение полов равно 1 : 1 уже потому, что пол определяется генами, сегрегирующими в отношении 1 : 1 в мейозе. Это соображение довольно убедительно. Даже если пол определяется генами, локализованными в двух независимых локусах, можно показать (Scudo, 1964), что если в мейозе гены сегрегируют в отношении 1 : 1, то существует лишь один механизм, при котором соотношение полов может быть отлично от 1 : 1 (двойные гетерозиготы  $A/a$ ,  $B/b$  соответствуют одному полу, все другие генотипы — другому). В любых иных случаях оно будет равно 1 : 1.



На все это можно возразить, что гены способны влиять на мейоз или изменять его последствия разными способами. Однако прямых указаний на существование таких генов довольно мало.

Вероятно, наиболее обширны данные, касающиеся человека; они были проанализированы в работах Эдвардса (Edwards, 1962, 1966, 1970). При статистической обработке таких данных надо соблюдать крайнюю осторожность. Недостаточно, например, обследовать все семьи с тремя детьми и определить, удовлетворяют ли они биномиальному распределению, поскольку родители могут сознательно ограничивать число детей в семье; например, супружеская чета может не пожелать иметь больше трех детей, если среди них есть и мальчик, и девочка, но захотеть четвертого ребенка, если все трое одного пола. По этой причине необходимо учитывать последовательность рождений. Если принять это во внимание, то выявится «эффект уравнивания»; последним ребенком чаще бывает девочка (Novitski. Kimball, 1958; Teitelbaum, 1972). Эдвардс обнаружил существование положительной корреляции между полом последовательно рождающихся детей в одной и той же семье, но когда он сравнивал в одной семье пол двух детей, в промежутке между рождением которых появлялись на свет еще один или несколько детей, корреляции не обнаруживалось. Он считает корреляцию между полом последовательно рождающихся детей преходящей, связанной с внешними условиями, и делает вывод о том, что нет никаких указаний на существование «межсемейной изменчивости» соотношения полов и, следовательно нет изменчивости, которая могла бы быть генетической. К аналогичному выводу приходит Фалконер (Falconer, 1954) в результате исследований мышей и дрозофил. В обоих случаях он использовал межсемейный отбор, т. е. в каждом поколении регистрировал ряд скрещиваний, оценивал соотношение полов в потомстве каждого из них и отбирал родителей следующего поколения из семей, соотношение полов в которых было максимально сдвинуто в желаемом направлении. И у мышей, и у дрозофил реакция на отбор ни в том ни в другом направлении не была статистически достоверной (хотя в предварительных экспериментах реакция на отбор в пользу избытка самок была обнаружена; Фалконер считает, что эта

реакция обязана присутствию в исходной популяции сцепленной с полом рецессивной летали). Анализ различий между семьями также не выявил статистически достоверной изменчивости ни у одного из видов.

Фалконер подчеркивает, что его эксперименты не исключают возможности существования значительной генетической изменчивости соотношения полов, которое в природных популяциях может изменяться под действием естественного отбора. Опыты Фалконера страдают одним неустранимым недостатком: любая оценка соотношения полов в семье сопряжена с большой ошибкой выборки, которой может быть достаточно для того, чтобы замаскировать любые реальные различия. Тем более интересно, что Вейру (Weir, 1953) удалось посредством отбора вызвать резкое изменение соотношения полов у мыши; правда, отбор был не непосредственно на соотношение полов, а на рН крови. Если два признака,  $A$  и  $B$ , коррелируют, но значение  $A$  может быть оценено лишь с очень большой ошибкой выборки, то может оказаться легче изменять значение  $A$ , производя отбор по признаку  $B$ . Однако похоже, что корреляционная связь между рН крови и соотношением полов в экспериментах Вейра была случайностью, связанной, возможно, с неравновесностью по сцеплению в исходной популяции. Когда Вейр и Кларк (Weir, Clark, 1955) повторили этот эксперимент, они снова обнаружили реакцию на отбор по рН крови, но на этот раз она не сопровождалась изменением соотношения полов. В первом эксперименте ответственными за изменение соотношения полов были самцы; происходило это, вероятно, в результате изменения относительной доли X- и Y-содержащих спермиев (Weir, 1962).

Самыми удобными для генетики соотношения полов являются данные по крупному рогатому скоту. Бар-Анон и Робертсон (Bar-Anon, Robertson, 1975) проанализировали данные по 150 000 потомкам 107 быков-производителей. Они обнаружили значительные различия между быками: стандартное отклонение в доле самцов составляло 1,5% (после поправки на ошибку выборки, определенную на основе биномиального распределения). Была также обнаружена значительная корреляция с коэффициентом 0,5 между соотношением полов в потомстве производителя и его отца

в тех случаях, когда таковой был известен. Представляется очевидным, что гены влияют на соотношение полов, но остается неясным, вызывается ли это влияние аутосомными генами отца, сцепленными с X-хромосомой генами при мейотическом драйве, сцепленными с Y-хромосомой генами, влияющими на жизнеспособность самцов, или аутосомными генами, по-разному влияющими на выживаемость мужского и женского потомства.

Таким образом, прямых данных по существованию генетической изменчивости соотношения полов очень мало. Основная причина, по которой все же можно полагать, что такая изменчивость существует, состоит в том, что известно множество факторов (например, описанный выше эффект уравнивания), влияющих на соотношение полов, а здравый смысл подсказывает, что если на некоторый признак могут оказывать влияние внешние факторы, то вернее всего гены также влияют на его формирование.

Оговорки, сделанные выше относительно степени генетической изменчивости соотношения полов, совершенно не относятся к гапло-диплоидным видам, в частности к перепончатокрылым. У таких видов всегда оплодотворенные самки откладывают и оплодотворенные (женские), и неоплодотворенные (мужские) яйца, и вряд ли могут быть сомнения в том, что гены самки способны влиять на соотношение полов в ее потомстве. Аналогичные рассуждения правомерны и в менее распространенных случаях, когда пол определяется до оплодотворения. Например, самка *Dinophilus* откладывает крупные и мелкие яйца. После оплодотворения из крупных яиц образуются самки, из мелких — самцы (Vassì, 1965). Соотношение полов в отдельных линиях различно; этот вид может служить превосходным объектом при проверке теории инвестиций Фишера.

#### В. АНИЗОГАМИЯ

Почему высшие организмы, растения и животные продуцируют гаметы двух разных размеров? Как мне кажется, в том, что касается сути дела, правильный ответ на этот вопрос дан Паркером, Бейкером и Смитом (Parker.



Baker, Smith, 1972). Здесь я привожу их рассуждения в более общей форме; такой подход был предложен Беллом (Bell, 1978).

Рассмотрим популяцию организмов, каждый из которых способен производить гаметы общей массой  $M$ , где  $M$  — постоянная. Генотипы различаются по массе, приходящейся на одну гамету, и число производимых гамет должно удовлетворять условию

$$nm = M, \quad (9.1)$$

где  $n$  — число гамет, а  $m$  — масса каждой гаметы (если «гаметы» образуются посредством деления клетки на две равные части, то  $n = 2$ ,  $m = M/2$ , а  $M$  — масса клетки перед делением).

Будем считать, что гаметы случайно образуют пары и сливаются в зиготы. Если  $a$  и  $b$  — массы сливающихся гамет, то масса зиготы равна  $a + b$ , а вероятность достижения ею половозрелости равна  $S_{a+b} = \varphi(a + b)$ . Другими словами, вероятность выживания зависит только от общей массы зиготы, но не от относительных вкладов родителей. Массу минимальной по размерам клетки, способной функционировать в качестве гаметы, обозначим через  $\delta$ .

Предположим, что заданы значения  $\delta$  и вид функции  $S = \varphi(a + b)$ . Что будет при этом устойчивой эволюционной стратегией — изогамия или анизогамия и каковы будут устойчивые размеры гамет и соотношение полов?

Рассмотрим сначала популяцию, продуцирующую гаметы размера  $\delta$ , и зададим вопрос, является ли такая популяция устойчивой в отношении проникновения мутанта, производящего гаметы размером  $m \gg \delta$ ? Пусть мерой приспособленности нормальных и мутантных особей,  $W_\delta$  и  $W_m$ , будет число содержащих соответствующие гаметы зигот, доживающих до половозрелости:

$$W_\delta = \frac{M}{\delta} S_{2\delta}; \quad W_m = \frac{M}{m} S_{m+\delta}.$$

Тогда условие устойчивости популяции, продуцирующей микрогаметы, задается неравенством  $S_{2\delta}/\delta > S_{m+\delta}/m$ , иллюстрируемым графически рис. 17, А.

Я полагаю, что указанное условие является для эукариот исходным; другими словами, первые размножавшиеся половым путем эукариоты были изогамными и продуцировали гаметы минимального размера, который мог быть еще совместим с выполнением их функций. Для мелких одноклеточных эукариот это вполне могло означать, что из типичной диплоидной клетки может образовываться четыре, но не более изогамет.

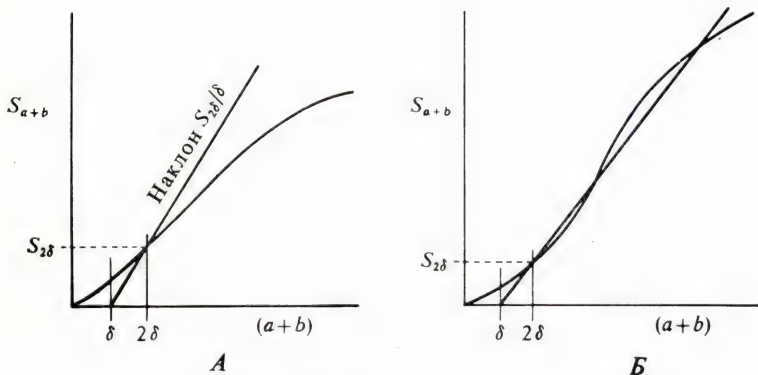


Рис. 17. Выживаемость зигот  $S_{a+b}$  как функция размеров гамет  $a+b$ . А. Производство микрогамет эволюционно устойчиво. Б. Производство микрогамет неустойчиво. Смысл остальных обозначений ясен из текста.

С увеличением размеров взрослого организма, в особенности если этот организм многоклеточен, шансы зиготы, образованной слиянием двух микрогамет, дожить до стадии взрослого организма становятся очень малы, как это изображено на рис. 17, Б. На этой стадии в популяцию особей, производящих микрогаметы, может проникнуть мутант, продуцирующий макрогаметы. Встает вопрос: вытеснит ли новый тип особей, продуцирующих  $\delta$ -гаметы, или устойчивым состоянием будет анизогамия?

Найдем сначала такой размер гамет  $m^* \gg \delta$ , при котором популяция устойчива относительно проникновения в нее мутантов, производящих чуть большие или чуть меньшие гаметы, а затем определим, является ли популяция особей, производящих  $m^*$ -гаметы, устойчивой относительно появления мутанта, производящего  $\delta$ -гаметы.

Рассмотрим мутант, производящий гаметы размера  $m$  в популяции особей, производящих гаметы размером  $m^*$ . Тогда

$$W_m = \frac{M}{m} S_{m^*+m}$$

и

$$\frac{\partial W_m}{\partial m} = \frac{M}{m} \left( \frac{\partial S_{m^*+m}}{\partial m} \right) - \frac{M}{m^2} S_{m^*+m}.$$

Если  $m^*$  представляет собой УЭС, то  $\partial W_m / \partial m = 0$  при  $m = m^*$ , откуда

$$(\partial S_{m^*+m} / \partial m)^* = S_{2m^*} / m^*. \quad (9.2).$$

Это условие изображено графически на рис. 18. Если наклон  $S/(m + m^*)$  в некоторой точке больше  $2S_{m^*}/(m + m^*)$ , размер гамет  $m^*$  будет локально устойчивым.

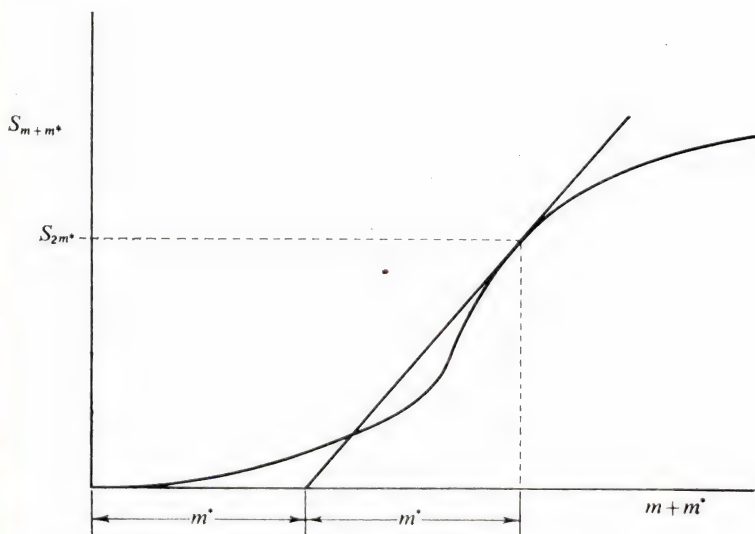


Рис. 18. Условия, при которых производство гамет размера  $m^*$  эволюционно устойчиво. Смысл остальных обозначений ясен из текста



Но будет ли популяция особей, производящих гаметы  $m^*$ , устойчива относительно проникновения мутанта, производящего гаметы  $\delta$ ? Здесь возможны два случая, изображенные на рис. 19, А и Б. Приспособленность особи, продуцирующей  $m$ -гаметы, равна  $W_{m^*} = MS_{2m^*}/m^*$ , а особи, производящей  $\delta$ -гаметы, —  $W_{\delta} = MS_{m^*+\delta}/\delta$ . Таким образом, в случае, иллюстрируемом рис. 19, А,  $W_{\delta} > W_{m^*}$  и мутант, производящий  $\delta$ -гаметы, может «проникнуть» в популяцию. Рис. 19, Б иллюстрирует условия, которые должны вы-

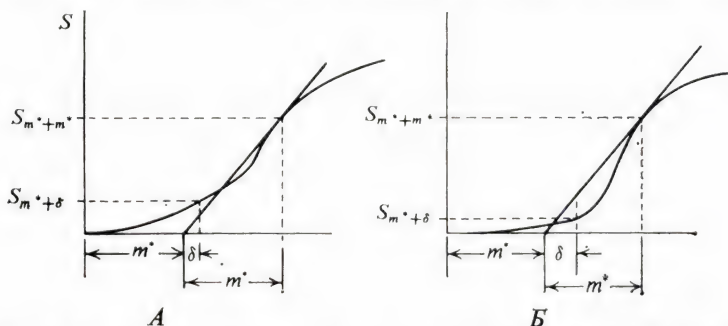


Рис. 19. Кривые выживаемости для случаев, когда производство микрогамет неустойчиво (А) и когда устойчиво (Б). Обозначения те же, что и на рис. 17 и 18.

полняться для того, чтобы изогамия была устойчива. Условия эти очень жесткие, так как они предполагают, что при оптимальном размере зигот, равном  $2m^*$ , вероятность выживания зигот размера  $m^*$  должна быть почти равна нулю.

Я сомневаюсь в том, что ситуация, изображенная на рис. 19, Б, могла когда-либо реализоваться; и уж совершенно ясно, она не могла быть эволюционно исходной. Из этого следует, что исходные примитивные изогамные организмы производили микрогаметы (были «самцами»), тогда как организмы, производящие макрогаметы, эволюционно возникли позднее (Книга Бытия, 2 : 22).

Предположим, что популяция особей, продуцирующих  $\delta$ -гаметы, неустойчива и в нее проникает мутант, производящий макрогаметы. Каков будет результат? Пусть  $m$  — эволюционно устойчивый размер крупных гамет. Предположим для простоты, что  $m \gg \delta$ , так что  $m$ -гаметы,

как правило, сливаются с  $\delta$ -гаметами. Тогда  $W_m = MS_{m+\delta}/m$  и условие, что  $W_m$  соответствует локальному максимуму при  $m = \hat{m}$ , задается равенством

$$\partial S_{m+\delta} / \partial m = S_{\hat{m}+\delta}^{\wedge} / \hat{m} \simeq S_{\hat{m}}^{\wedge} / \hat{m}. \quad (9.3)$$

Геометрическая интерпретация этого условия представлена на рис. 20. Как только в популяцию особей, продуцирующих  $\delta$ -гаметы, проникает мутант, производящий макрогаметы, становится выгодным производить микрогаметы, которые сливаются лишь с макрогаметами, а не с другими микрогаметами. Если соотношение полов таково, что на  $P$  особей, производящих  $\delta$ -гаметы, приходится  $(1 - P)$  особей, производящих  $\hat{m}$ -гаметы, и если все  $\hat{m}$ -гаметы участвуют в образовании зигот, то доля участвующих в образовании зигот  $\delta$ -гапет будет равна  $(1 - P)\delta/P\hat{m}$  от их общего числа. Отсюда  $W_{\hat{m}} = MS_{\hat{m}+\delta}/\hat{m}$  и  $W_{\delta} = MS_{\hat{m}+\delta}(1 - P)\delta/P\hat{m}\delta$ . Приспособленности обоих типов равны лишь при  $P = 1 - P$ , т. е. при  $P = 1/2$ ; это означает, что устойчивым будет соотношение полов, равное 1:1. Рис. 20 ясно показывает, что никакой третий «пол» проникнуть в популяцию не может.

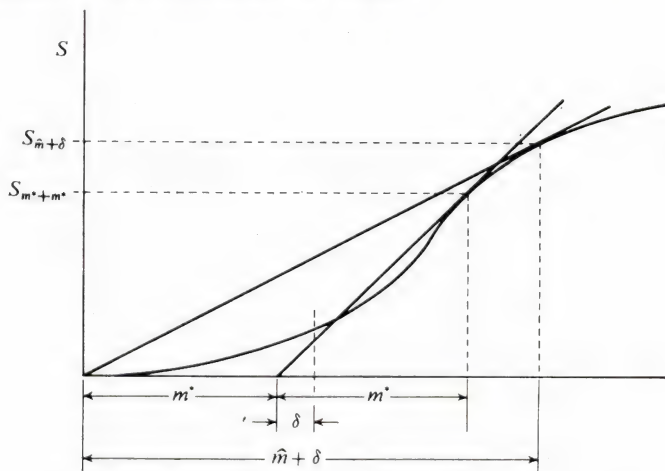


Рис. 20. Эволюция анизогамии. Обозначения см. в тексте.

Остается вопрос, почему макрогаметы не приобретают в ходе эволюции способность сливаться с другими макрогаметами — ведь приспособленность при этом (в предположении, что  $S_{2m} > S_m$ ) увеличивалась бы. Эта проблема обсуждалась Паркером (Parker, 1978), который считает, что следующих трех причин достаточно для объяснения того, почему в процессе эволюции будет происходить слияние лишь гамет разной величины: существуют, во-первых, риск не найти партнера для слияния, во-вторых, плата за сохранение макрогаметами подвижности, в-третьих, риск инбридинга.

Насколько хорошо теория объясняет факты? Поскольку факты были известны до того, как создавалась теория, было бы удивительно, если бы соответствие между тем и другим не оказалось достаточно хорошим. Основной вывод состоит в том, что вначале в популяции продуцировались микрогаметы минимально возможного размера, а затем, когда размеры взрослых организмов стали так велики, что единственной сохранявшей подвижность клетке стало трудно или невозможно в процессе роста и дифференцировки превратиться во взрослый организм, эволюционно возникла анизогамия в результате проникновения в популяции мутантов, производящих макрогаметы. Группой организмов, которая больше всего подходит для проверки предложенной модели, являются зеленые водоросли. Ноултон (Knowlton, 1974) обратил внимание на то, что модель Паркера и др. (Parker et al., 1972) хорошо подтверждается данными по Volvocidae, у которых самые мелкие колонии изогамны, в колониях средних размеров обнаруживается небольшая анизогамия, но попарно сливаются, образуя зиготы, любые гаметы, а наиболее крупные колонии анизогамны и крупные гаметы сливаются лишь с мелкими. Однако для проверки представленной здесь модели необходимы дальнейшие исследования.

Вывод о том, что существует единственный оптимальный размер зиготы, следует почти из любой модели; чтобы его получить, даже и не обязательно нужна модель. А насколько справедливо то, что существует постоянный для каждого вида размер яиц у животных или семян у растений? Превосходный обзор по размерам семян дан в работе Харпера, Лоувелла и Мура (Harper, Lovell, Moore,



1970). У многих видов этот размер столь постоянен, что может быть использован в качестве первичной единицы веса. Число зерен у растений пшеницы, выращенных при различной плотности посева, различалось в 833 раза, тогда как различие в среднем весе семян составляло лишь 4%. Исключение из этого правила постоянства размера семян могут представлять виды, у которых существует растянутый период детерминированного роста после того, как число зерен уже предопределено, но до того, как они достигли окончательного размера. Таковую изменчивость правильнее рассматривать как неизбежную, а не как адаптивную.

Нередко одно и то же растение может производить семена двух резко различающихся по размерам типов. Причина различий при этом носит скорее не генетический характер, а определяется условиями развития. В этих случаях разные типы семян обычно различаются по продолжительности периода покоя и по способности к рассеиванию и адаптированы к разным экологическим нишам. Реже, например у *Spergula arvensis*, встречается генетический полиморфизм по свойствам семян (Harper et al., 1970).

Можно было бы ожидать, что растения данного вида в условиях высокой внутривидовой или межвидовой конкуренции между сеянцами будут производить более крупные семена. Данные о том, что индивидуальные растения способны таким образом регулировать размер своих семян вследствие онтогенетической пластичности, мне неизвестны, однако у различных популяций можно выявить соответствующие генетические адаптации. Например, Вернер и Платт (Werner, Platt, 1976) изучили 6 видов золотарника (*Solidago*) из прерий и из давно распаханых местообитаний. Они обнаружили, что у всех видов семена из давно распаханых местообитаний, в которых конкуренция между проростками менее интенсивна, были мельче и обладали большей способностью к расселению.

Данные по размерам яиц у животных не так многочисленны. Вообще говоря, животные, по-видимому, сходны с растениями в том отношении, что число яиц гораздо более изменчиво, чем их размеры. Однако у рыб часто крупные самки мечут более крупную икру, чем мелкие (Nikolskii, 1969); то же самое справедливо и для некоторых рептилий (Pimentel, 1959) и амфибий (McAlister, 1972).

Причины этого явления еще далеко не ясны. Возможно, яйца, откладываемые крупными самками, с большей вероятностью оказываются в условиях жесткой внутривидовой конкуренции, однако неясно, всегда ли это так.

#### Г. СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ ПРИ СЛУЧАЙНОМ СКРЕЩИВАНИИ

Соображения, в ходе которых Фишер (Fisher, 1930) пришел к мысли о том, что соотношение полов, равное  $1 : 1$ , может быть эволюционно устойчиво, понятны при минимуме математических выкладок. Так, предположим, что в некоторый момент большинство новорожденных — дочери. Тогда у родителей, у которых родились лишь сыновья, в среднем будет больше внуков, чем у тех, у кого родились одни дочери или и дочери, и сыновья. Следовательно, в популяции с избытком самок гены, восстанавливающие соотношение полов  $1 : 1$ , будут распространяться; то же самое, конечно, верно и для популяции с избытком самцов.

Заметим, что гены гомогаметного родителя, аутосомные гены гетерогаметного родителя и гены, определяющие пол особи, всегда будут действовать в направлении соотношения полов, равного  $1 : 1$ . Отклонять соотношение полов от этого значения под действием отбора могут лишь гены, находящиеся в X- или Y-хромосомах гетерогаметного пола.

Фактически Фишер утверждал, что равным должно быть не число самцов и самок, а затраты родителей на производство мужского и женского потомства. Предположим теперь, что один родитель может произвести на свет и вырастить  $m$  сыновей и  $f$  дочерей. Величина помета ( $m, f$ ) лежит внутри множества приспособленностей. Если сыновья и дочери равноценны, то границей множества является прямая  $m + f = \text{const}$ ; если сыновья требуют в  $a$  раз больше затрат, чем дочери, то границей будет прямая  $am + f = \text{const}$ ; если сыновья и дочери частично используют разные ресурсы, то множество может быть выпуклым. Пусть скрещивание случайно; какое соотношение полов ( $m^*, f^*$ ) будет эволюционно устойчиво? В приложении к этой главе показано, что устойчивым является такое соотношение полов, которое максимизирует величину  $m^* \times f^*$ , т. е. произведение числа сыновей на число дочерей.

Если затраты на самцов и самок одинаковы, то  $m + f = \text{const}$  и  $m \times f$  достигает максимума при  $m = f$ ; это означает, что устойчивым является соотношение полов 1 : 1.

Если самец требует в  $\alpha$  раз больших затрат, чем самка, то  $\alpha m + f = \text{const}$  и величина  $m \times f$  достигает максимума при  $f + m(df/dm) = f - \alpha m = 0$ , или при  $f = \alpha m$ . Это означает, что при устойчивом соотношении полов затраты на самок  $k_f$  равны затратам на самцов  $k_{\alpha m}$ . Это и есть результат Фишера (Fisher, 1930), согласно которому затраты на производство мужского и женского потомства должны быть одинаковы.

Один вопрос требует дополнительного обсуждения. Почему мы считаем, что величина  $m \times f$  должна достигать максимума по завершении воспитания потомства, т. е. после того как родители перестают заботиться о нем? Есть два подхода к ответу на этот вопрос. С одной стороны, можно считать, что максимизируется величина  $W_m$ , лежащая в пределах множества, в рамках которого выбирается стратегия родителя. С другой стороны, мы можем предположить, что шансы самцов и самок дожить до размножения в предположении, что они дожили до конца периода родительской заботы о них, составляют  $S_m$  и  $S_f$  соответственно. Тогда размножающаяся популяция будет состоять из  $S_m \times m^*$  самцов и  $S_f \times f^*$  самок. Поскольку  $S_m$  и  $S_f$  постоянны, отношение численностей полов, максимизирующее величину  $m^* \times s^*$ , будет максимизировать также и величину  $S_m \times m^* \times S_f \times f^*$ . Таким образом, вне зависимости от того, рассматриваем ли мы соотношение полов по окончании периода родительской заботы о потомстве или по достижении потомством половозрелости, мы приходим к одинаковым выводам.

Если потомство одного из полов, например самцы, погибают до окончания периода родительской опеки с большей вероятностью, то родитель, производящий одинаковые затраты на оба пола, должен создавать избыток самцов. Это происходит потому, что по оценкам на момент зачатия самцы требуют меньших затрат, чем самки. Предположим, что безотносительно к смертности самцы и самки требуют одинаковых затрат; тогда, если самцы погибают до того, как на них произведены какие-либо затраты (невероятная гипотеза), первичное соотношение полов будет сдвинуто



таким образом, что после гибели части самцов оно станет равным 1 : 1. Если самцы погибают после того, как на них произведены некоторые затраты, при зачатии будет избыток самцов, но после реализации повышенной смертности самцов — избыток самок. Эти утверждения, конечно, предполагают, что соотношение полов оптимизируется отбором по генам, функционирующим в организме родителей.

При учете возрастной структуры популяции дело еще более усложняется. Эта проблема была проанализирована Чарлзуорзом (Charlesworth, 1977). Имея в виду популяцию человека, он принял, что смертность самцов выше смертности самок, и предположил, что потомство, погибшее в детстве, может быть замещено с меньшими затратами, чем потомство, дожившее до конца родительской опеки. Один из интересных результатов этого анализа состоит в том, что эволюционно устойчивая стратегия для самки предполагает сдвиг соотношения полов в ее потомстве в сторону дочерей по мере того, как она становится старше. Этот вывод можно пояснить следующим образом: молодая самка может возместить гибель эмбриона и должна, следовательно, как показано выше, сдвигать соотношение полов в своем потомстве в сторону сыновей; самки старшего возраста могут погибнуть или стать стерильными, не успев возместить утраченное потомство, и, следовательно, они должны сдвигать первичное отношение численности полов к 1.

Приятно отметить, что этот вывод довольно хорошо согласуется с имеющимися данными. У матерей старших возрастов доля дочерей в потомстве на самом деле выше. В действительности непосредственной причиной этого явления, вероятно, может быть не возраст матери как таковой, а последовательность рождений (Novitski, Kimball, 1958; Teitelbaum, 1972), но это не меняет существа дела. Менее приятным является то, что те же самые факты могут объясняться и по-другому, как станет ясно позднее при обсуждении работы Трайверса и Уилларда (Trivers, Willard, 1973).

Проверка «теории равных затрат» Фишера требует рассмотрения соотношения полов в случаях, когда самцы и самки действительно требуют разных затрат. У тех млекопитающих, у которых взрослые самцы значительно крупнее

самок, детеныши в тот момент, когда они перестают питаться молоком матери, бывают примерно одинакового размера. Соответственно следует ожидать, что в этот момент соотношение полов будет равно 1 : 1, даже если смертность самцов значительно выше. У некоторых птиц, однако, размер только что оперившихся птенцов разного пола существенно различается. Хоув (Howe, 1977) определил соотношение полов у вороньих дроздов (*Quiscalus quiscula*), у которых в момент вылета из гнезда самцы на 20% тяжелее самок, и обнаружил, что отношение числа самцов к числу самок в популяции в Мичигане в указанный момент составляет 52 : 83. Такое различие возникает в результате большей смертности самцов, поскольку у эмбрионов соотношение полов было 1 : 1. Наиболее полное исследование соотношения полов у птиц с половым диморфизмом проведено Ньютоном и Маркиссом (Newton, Marquiss, 1978) для ястреба *Accipiter nisus*. У этого вида взрослые самки вдвое тяжелее самцов. Они вылупляются из одинаковых яиц, но уже к моменту вылета из гнезда достигается двукратная разница в весе. Авторы определили пол птенцов в 651 выводке непосредственно перед тем, как птенцы покинули гнезда, и обнаружили 1102 самца и 1061 самку. Соотношение полов в выводках, в которых из всех яиц вылупились птенцы, дожившие до вылета из гнезда, и в выводках, где часть птенцов погибла, было одинаковым.

На первый взгляд эти данные противоречат предсказанию Фишера о том, что родители должны уравнивать не численность потомков разного пола, а затраты на них. Однако птенцы мужского и женского пола съедали одно и то же количество пищи. Самки быстрее набирали вес, зато самцы раньше оперялись и покидали гнездо за три-четыре дня до самок. Таким образом, родительские затраты на самцов и самок были одинаковыми, по крайней мере до момента вылета из гнезда (родители продолжают подкармливать молодых еще две-три недели, однако данных о потреблении слетками пищи в течение этого периода не существует). Ясно, что, полагаясь лишь на различия размеров самцов и самок, было бы опрометчиво считать, говоря о других видах, что затраты родителей на производство потомства разных полов неодинаковы.

Эти результаты, несмотря на всю их ясность, вызывают

некоторое разочарование. Они находятся в согласии с теорией Фишера, но не дают веских аргументов в ее пользу, как это было бы, если бы соотношение полов сдвигалось в связи с различием в затратах на выращивание мужского и женского потомства. После всего сказанного соотношение полов, равное 1 : 1, по-прежнему может вполне объясняться тем, что такое соотношение задается механизмом мейоза.

#### Д. СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ В УСЛОВИЯХ ЛОКАЛЬНОЙ КОНКУРЕНЦИИ ЗА СКРЕЩИВАНИЯ

Первым, кто обратил внимание на то, что вывод Фишера перестает быть правильным при наличии локальной конкуренции за скрещивания, был Гамильтон (Hamilton, 1967). Рассмотрим предельный случай популяции, в которой все скрещивания происходят между братьями и сестрами. Если самки откладывают фиксированное число яиц, а каждый самец может оплодотворить всех своих сестер, то у родителя, у которого рождаются одни сыновья, внуков будет больше, чем у родителя с одинаковым числом сыновей и дочерей.

Гамильтон насчитал около 25 видов клещей и насекомых, у которых постоянный значительный инбридинг сочетается с большим избытком самок и с арренотокической системой размножения. Значение арренотокии при этом состоит в том, что в случае, когда оплодотворяются все яйца, отложенные самкой, кроме одного, в потомстве будет лишь один самец. Крайний случай представляет собой клещ *Acarophenax*, самки которого живородящи; единственный самец в помете вылупляется, скрещивается со своими пятнадцатью или около того сестрами и погибает до собственного рождения.

Менее ясно, может ли такая же связь между инбридингом и избытком самок эволюционно возникнуть в отсутствие арренотокии. У растений обычно тесный инбридинг связан с гермафродитизмом.

Каково будет устойчивое соотношение полов, если инбридинг лишь частичен? Предположим, что в каждом поколении доля  $k$  всех самок скрещивается с братьями, а остальные  $1 - k$  самок скрещивается случайно. Пусть соотношение самцов и самок в популяции равно  $s^*/(1 - s^*)$ .



Число потомков каждой пары равно  $r$ , а численность всей популяции —  $N$ . Рассмотрим самку Б (буква Б означает «бабушка»; аналогичным образом можно начать и с дедушки), в генотипе которой содержится аутосомный ген, обуславливающий отношение численности полов в ее потомстве, равное  $s/(1-s)$ . Пусть  $T$  — число копий этого гена, передающихся ее внукам и внучкам.

Для того чтобы определить  $T$ , мы поступим следующим образом. Число самцов в популяции равно  $Ns^*$ , а число перекрестноскрещивающихся самок —  $N(1-s^*)(1-k)$ . Следовательно, математическое ожидание числа аутбредных скрещиваний одного самца равно  $(1-s^*)(1-k)/s^*$ .

Б имеет  $rs$  сыновей и  $r(1-s)$  дочерей. У каждой дочери по  $r$  детей. У каждого сына число детей от скрещиваний с сестрами равно  $rk(1-s)/s$ , а от аутбредных скрещиваний —  $r(1-s^*)(1-k)/s^*$ .

Поскольку половина генов родителя переходит ребенку,

$$T = \frac{r^2}{4} \left[ (1-s) + \frac{s(1-s)k}{s} + \frac{s(1-s^*)(1-k)}{s^*} \right].$$

Если  $s^*$  — это УЭС, то  $(\partial T / \partial s)_* = 0$ , откуда

$$s^* = (1-k)/2. \quad (9.4)$$

Заметим, что при  $k=0$  (случайное скрещивание)  $s^* = 1/2$ , а при  $k=1$  (скрещивания только между братьями и сестрами)  $s^* = 0$ . Последний результат получается из-за предположения, что самцов в семье всегда достаточно для того, чтобы обеспечить оплодотворение всех самок. Если принять во внимание конечность численности семьи и то, что с некоторой вероятностью самцов в семье может не быть вовсе, то окажется, что уравнение (9.4) завышает сдвиг отношения численности полов в результате инбридинга.

Гамильтон (Hamilton, 1967) получил уравнение (9.4) для похожей модели. Он считал, что популяция состоит из групп по  $n$  семей, члены которых случайно скрещиваются между собой. Тогда для самки вероятность скрещивания с собственным братом составляет  $1/n$ . Гамильтон пришел к уравнению  $s^* = (n-1)/2n$ , которое переходит в (9.4), если положить  $k = 1/n$ .

Таким образом, даже частичный инбридинг сильно сдвигает значение эволюционно устойчивого соотношения

полов. Такой же сдвиг возникает, если инбридинг осуществляется лишь в некоторых поколениях; например, в популяции, в которой в последовательных поколениях скрещивания происходят то между братом и сестрой, то случайно,  $s^* = 5/16$  (неопубликованный аналитический результат).

Е. СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ ДЛЯ СЛУЧАЯ,  
КОГДА ЦЕННОСТЬ САМЦОВ ИЛИ САМОК МЕНЯЕТСЯ  
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ОБСТОЯТЕЛЬСТВ

Фишер учел различие в затратах на производство мужского и женского потомства, но не принял во внимание тот факт, что в некоторых случаях может быть выгодно производить потомство какого-то одного пола. Трайверс и Уиллард (Travers, Willard, 1973) обратили внимание на то, что если у одного пола изменчивость по приспособленности больше, чем у другого, и если в заботу о потомстве, составляющем правую часть распределения, родители вносят больший вклад, чем в заботу о менее приспособленной части потомства, то родителям, способным к большим затратам на производство потомства, будет выгодно производить потомство того пола, у которого изменчивость по приспособленности высока, а родителям с небольшими возможностями — потомство пола с низкой изменчивостью по приспособленности.

В качестве конкретизации этой общей идеи они рассмотрели полигинный вид млекопитающих, у которого изменчивость по репродуктивным успехам у самцов может быть выше, чем у самок. Гипотеза авторов состояла, следовательно, в том, что самки, способные давать многочисленное жизнеспособное потомство, должны рожать сыновей, а менее преуспевающие самки — дочерей. В статье рассматриваются данные, относящиеся к таким видам, как олень, свинья, овца, собака, тюлень и человек, показывающие, что соотношение полов в потомстве отдельных самок сдвинуто в предсказываемую гипотезой сторону.

Чарнов (Charnov, 1978a), цитируя предшествующие работы Шевырева (Chevyrev, 1913), Ассема (Assem, 1971) и других, использовал рассуждения, аналогичные рассуждениям Трайверса и Уилларда (Trivers, Willard, 1973), для объяснения поведения одиночных паразитов из отряда

перепончатокрылых. Наблюдения за такими паразитами показали, что обычно в крупных хозяевах у них рождаются сыновья, а в мелких — дочери. Шевырев обнаружил, что так бывает не всегда и что основную роль при этом играют не абсолютные размеры хозяина. Когда наезднику предоставлялись личинки *Sphinx ligustri* (крупные) и *Pieris brassicae* (среднего размера), то в первом случае выводились самки, а во втором — самцы. Когда же личинки *Pieris* были заменены на *Vanessa levana* (мелкие), то у тех же самых наездников из яиц, отложенных в личинки *Pieris*, стали вылупляться самки, а из яиц, отложенных в *Vanessa*, — самцы. Чарнов (Charnov, 1978a) показал, что такое поведение оптимально, если относительный выигрыш самцов при развитии в крупных личинках больше, чем относительный выигрыш самок. Как и в работе Трайверса и Уилларда, существенной оказывается относительная изменчивость по приспособленности того и другого пола.

Третий пример, который следует обсудить, совсем другого рода. Фриман, Кликофф и Харпер (Freeman, Klikoff, Harper, 1976) изучали соотношение полов в природных популяциях следующих двудомных растений: солянки *Distichlis spicata*, василисника *Thalictrum fendleri*, ясенелистного клена *Acer negundo*, «мормонского чая» *Ephedra viridis* и кустарника *Atriplex confertifolia*. У всех пяти видов они обнаружили избыток мужских растений в более сухих и освещенных местах и избыток женских в увлажненных местообитаниях. Экологический смысл этого явления состоит, вероятно, в том, что плодовитость женских растений у этих видов зависит от наличия продолжительного периода роста, который может иметь место лишь в увлажненных местообитаниях, тогда как распространение пыльцы более эффективно в сухих местообитаниях. Различия в численности полов достаточно велики: для *Thalictrum* соотношение полов варьирует от 6,57 в сухих местообитаниях до 0,24 в местах влажных и затененных. Механизм явления остается неясным. Возможно, для растений разных полов характерна разная смертность, а может быть, пол растения определяется внешними факторами. Правда, известно, что у *T. fendleri* пол определяется генетически; растения мужского пола имеют генотип XY, а женского — XX (Westergaard, 1958).



Представить, что система такого типа могла эволюционно возникнуть за счет различия в смертности, довольно трудно. Выживаемость потомства определяется скорее генами в генотипе самого потомства, чем генами родителей. Если это так, то как могут закрепиться в популяции гены, благоприятствующие гибели мужских растений в увлажненных местообитаниях, а женских — в сухих? Возможно, дело в том, что соседние сеянцы обычно близкородственны друг другу, и если различия в приспособленности полов достаточно велики, то гены, обуславливающие во влажных местообитаниях «самопожертвование» мужских растений в пользу сестринских, могут распространяться в популяции под действием межсемейного отбора.

Тем не менее гипотеза об определении пола внешними факторами представляется более правдоподобной. Возникает вопрос: почему определение пола внешними факторами не распространено шире, чем это имеет место в действительности. Чарнов и Булл (Charnov, Bull, 1977) утверждают, что такого механизма определения пола можно ожидать каждый раз, когда некоторые непредсказуемые признаки окружающей среды диктуют организму, к какому полу ему выгоднее принадлежать. Наиболее явным свидетельством наличия такого эффекта является существование локальных значений соотношения полов в местах, заселенных потомством индивидуальных особей. Возможно, определение пола внешними факторами у прикрепленных организмов распространено много шире, чем это принято думать.

Родителям также может быть выгодно производить потомство пола, более редкого в данной местности. Данные в пользу такого предположения действительно существуют. Снайдер (Snyder, 1976) описал свои замечательные наблюдения за популяциями лесного североамериканского сурка *Marmota monax*. В природных популяциях соотношение полов у молодых половозрелых животных близко к 1 : 1. Когда Снайдер изъясил из одной популяции примерно половину размножающихся самок, то на следующий год соотношение полов среди молодых особей оказалось равным 15 : 85 в пользу самок.

Ж. КОНКУРЕНЦИЯ МЕЖДУ РОДИТЕЛЯМИ И ГАМЕТАМИ:  
МЕЙОТИЧЕСКИЙ ДРАЙВ

Одни из наиболее сильных изменений соотношения полов имеют место в тех случаях, когда локализованные в X- или Y-хромосомах гены проявляют свое действие уже в гаметах, или чаще в процессе мейоза. Локализованный в половой хромосоме и определяющий повышенную вероятность этой хромосомы участвовать в оплодотворении ген будет увеличивать свою частоту до тех пор, пока этот процесс не уравнивается каким-либо другим фактором. Особенно показателен пример сцепленного с Y-хромосомой гена  $M^D$  у *Aedes aegypti* (Hickey, Craig, 1966; Wood, Newton, 1976). В потомстве самцов, несущих этот ген, возникает избыток сыновей в результате разрыва X-хромосомы в мейозе. Этот разрыв приводит к уменьшению числа спермиев, но не вызывает появления анеуплоидных спермиев главным образом вследствие того, что сперматиды, несущие поврежденные X-хромосомы, элиминируются.

Если бы дело ограничивалось только этим, то природные популяции *A. aegypti* состояли бы преимущественно из самцов и находились бы на грани вымирания. Однако существуют также X-хромосомы, способные противостоять действию гена  $M^D$ . Фактически можно выделить восемь классов X-хромосом — от наиболее уязвимых в отношении действия гена  $M^D$  до полностью резистентных. Как и можно было ожидать, X-хромосомы организмов, обитающих в Африке и Центральной Америке, где ген  $M^D$  обнаруживается повсеместно, оказываются более резистентными к его действию.

Ясно, что в присутствии таких генов, как  $M^D$ , будет иметь место сильный отбор в пользу генов, находящихся в X-хромосоме и подавляющих действие  $M^D$ ; отбор будет идти также по генам-супрессорам в аутосомах, поскольку после того, как в популяции возникнет избыток самцов, отбор будет благоприятствовать производству женского потомства. Как считает Гамильтон (Hamilton, 1967), генетическая инертность Y-хромосомы у животных объясняется тем, что в прошлом действовал отбор на подавление сцепленных с Y-хромосомой генов, вызывающих мейотический драйв.

Вызывающие мейотический драйв гены в половых

хромосомах могут также приводить к эволюции механизма определения пола. Например, если в популяции получает широкое распространение Y-хромосома, вызывающая мейотический драйв, то возникает отбор в пользу переопределения пола XY-особей в женский. Если хромосомная дифференциация между X- и Y-хромосомами не очень велика, может случиться, что роль хромосом, определяющих пол, перейдет к другой паре хромосом. Фактически, если бы не было конфликта между генами, действующими в генотипе родителя и в гаметах, как это видно на примере мейотического драйва и его супрессии, довольно трудно было бы представить себе причину каких-бы то ни было изменений в механизме определения пола (см., например, работу Wagoner, McDonald, Childress, 1974, где приведен пример существования двух механизмов определения пола у одного и того же вида).

### 3. КОНКУРЕНЦИЯ МЕЖДУ РОДИТЕЛЯМИ И ПОТОМСТВОМ

Трайверс (Trivers, 1974) отметил, что, если соотношение полов отклоняется от 1 : 1, скажем в пользу самок, то отбор будет благоприятствовать генам самки, переопределяющим ее пол в мужской, поскольку всегда репродуктивный успех относительно более редкого пола (в данном случае самцов) выше. На первый взгляд кажется, что если соотношение полов определяется генами потомства, то оно должно составлять 1 : 1, поскольку преимущество всегда на стороне относительно более редкого пола. Однако, как подчеркивает Трайверс, потомок, не меняющий своего пола и остающийся самцом, снижает число других потомков, которое может произвести его мать. Если расход на производство самца в  $x$  раз больше, чем на производство самки, то оптимальное соотношение полов в потомстве матери (или отца) составляет один самец к  $x$  самкам. Пока соотношение полов остается равным 1 :  $x$ , отбор будет благоприятствовать гену, переопределяющему женский пол в мужской (при  $x > 1$ ). Если пол переопределяется у особей, приходящихся друг другу родными братьями и сестрами, то направленные переопределения пола должны меняться при соотношении полов, равном  $1 : \sqrt{x}$ .

Идея, лежащая в основе этого рассуждения, совершенно



очевидна, и само рассуждение представляется правильным. Неясно только, к сколь существенным последствиям могут приводить рассмотренные факторы отбора. Близкая идея, касающаяся соотношения полов у общественных перепончатокрылых насекомых, была высказана Трайверсом и Хэа (Trivers, Hare, 1976). В этом случае конфликт возникает между «царицей» (маткой) и ее дочерьми-рабочими. Что касается генов матки, то отбор благоприятствует тем из них, которые обеспечивают равные вложения в производство сыновей и дочерей. Поскольку самцы мельче самок, это приводит к численному избытку самцов. [Конечно, отбор генов матки идет, кроме того, в пользу такого распределения ресурсов между производством репродуктивного и нерепродуктивного потомства (рабочих), при котором максимизируется окончательное число потомков, способных к размножению. Однако в работе Трайверса и Хэа эта проблема размещения ресурсов не рассматривается.]

Напротив, отбор, действующий среди рабочих особей, благоприятствует генам, побуждающим этих особей затрачивать больше усилий на производство способных к размножению сестер, чем братьев. Это происходит потому, что со способными к размножению сестрами у рабочих особей общими являются  $\frac{3}{4}$  генов, а с братьями — лишь  $\frac{1}{4}$  — обстоятельство, которое является ключевым в принадлежащей Гамильтону интерпретации эволюции общественных перепончатокрылых. Используя также принадлежащую Гамильтону концепцию результирующей приспособленности, Трайверс и Хэа показывают, что рабочие особи будут стремиться распределять собственные ресурсы на производство сестер и братьев в отношении 3 : 1, а не 1 : 1, как matka.

Трайверс и Хэа рассмотрели также две более сложные ситуации. Во-первых, для рабочей особи может оказаться выгоднее выращивать собственных сыновей или даже племянников (т. е. сыновей другой рабочей особи), чем братьев, и действительно у многих общественных видов перепончатокрылых насекомых рабочие особи откладывают яйца, из которых вырастают самцы. Во-вторых, самка может быть оплодотворена многократно, и в этом случае коэффициенты родства изменяются. Авторы рассчитали соотношения полов, к которым приводят эти факторы,

Чарнов (Charnov, 1978b) проанализировал проблему еще раз, используя более ортодоксальный популяционно-генетический подход, и получил результаты очень близкие, но не вполне совпадающие с результатами Трайверса и Хэа.

Таким образом, по-видимому, если соотношение полов близко к  $1 : 1$ , это означает, что оно контролируется маткой; если же оно близко к  $3 : 1$  — значит, контролируется рабочими особями. Трайверс и Хэа представили данные в пользу того, что более правильной мерой затрат на производство потомства является не численность особей, а их биомасса, а при такой оценке отношение затрат на производство самцов и самок в потомстве у общественных перепончатокрылых насекомых никогда не составляет  $1 : 1$  и часто бывает близко к  $3 : 1$ . К сожалению, интерпретация биологических данных редко бывает однозначной. Александер и Шерман (Alexander, Sherman, 1977) указывают на то, что наблюдаемый сдвиг в отношении численности полов может происходить и по другой причине. Если между братьями существует конкуренция за оплодотворение самки, то, как объяснялось выше, следует ожидать сдвига соотношения полов в сторону самок, даже если соотношение полов контролируется маткой. В настоящее время вопрос следует считать открытым.

#### ПРИЛОЖЕНИЕ:

##### ЭВОЛЮЦИЯ УСТОЙЧИВОГО СООТНОШЕНИЯ ПОЛОВ

Предположим, что пара особей может произвести потомство, состоящее из  $m$  самцов и  $f$  самок, где  $(m, f)$  лежит внутри множества приспособленностей. Отыщем эволюционно устойчивое соотношение полов  $(m^*, f^*)$ .

Рассмотрим популяцию случайно скрещивающихся особей, в которой типичная пара оставляет потомство из  $m^*$  сыновей и  $f^*$  дочерей. Пусть редкий доминантный ген  $M$  приводит к тому, что в потомстве самки содержится  $m$  сыновей и  $f$  дочерей, а у самца этот ген не проявляется (в точности к тем же выводам приводит предположение, что ген проявляется только у самцов). Обозначим частоту самок с генотипом  $M/ +$  буквой  $P$ , а частоту самцов  $M/ +$  — буквой  $p$ ; величины  $P$  и  $p$  малы, и, поскольку скрещивание в популяции происходит случайно, особями  $M/M$  мы можем

пренебречь. Продолжая пренебрегать членами порядка  $P^2$ , получаем

Скрещивания		Частоты	Потомство			
			самцы		самки	
♀	♂		$M/+$	$+/+$	$M/+$	$+/+$
$M/+$	$+/+$	$P$	$\frac{1}{2} mP$	$\frac{1}{2} mP$	$\frac{1}{2} fP$	$\frac{1}{2} fP$
$+/+$	$M/+$	$p$	$\frac{1}{2} m^*p$	$\frac{1}{2} m^*p$	$\frac{1}{2} f^*P$	$\frac{1}{2} f^*p$
$+/+$	$+/+$	$(1 - P - p)$	—	$m^*(1 - P - p)$	—	$f^*(1 - P - p)$
Итого			$m^* + P (m - m^*)$		$f^* + P (f - f^*)$	

Если соответствующие частоты в следующем поколении обозначить через  $P'$  и  $p'$ , то

$$P' \simeq \frac{1}{2} \frac{m}{m^*} P + \frac{1}{2} p,$$

$$p' \simeq \frac{1}{2} \frac{f}{f^*} P + \frac{1}{2} p.$$

Складывая оба уравнения, получаем

$$P' + p' \simeq P + p + RP,$$

$$\text{где } R = \frac{1}{2} (m/m^* + f/f^*) - 1.$$

Если  $m = m^*$  и  $f = f^*$ , то  $R = 0$  и частота гена  $M$  в популяции не меняется (что и требуется, поскольку  $M$  фенотипически не проявляется). Если значение  $(m^*, f^*)$  эволюционно устойчиво, то для любых значений  $(m, f)$ , не равных  $(m^*, f^*)$ ,  $R$  должно быть отрицательно; тогда частота любого мутанта  $M$  будет убывать. Это означает, что величина  $m/m^* + f/f^*$  должна достигать максимального значения при  $m = m^*, f = f^*$ . Как показал Мак-Артур (Mac-Arthur, 1965), для этого требуется, чтобы максимальной была величина  $m^* \times f^*$ .



Таким образом, в популяции случайно скрещивающихся диплоидных организмов, соотношение полов в которой определяется аутосомными генами, действующими в генотипе родителей, отбор будет максимизировать произведение числа самцов в потомстве особи на число самок. Тот же результат справедлив для генов, локализованных в X-хромосоме, а также генов в гапло-диплоидной популяции в предположении, что гены действуют в организме матери.

## ПОЛОВОЙ ОТБОР

С тех пор как Дарвин (Darwin, 1871) первым сформулировал идею полового отбора, различные авторы выявили множество самых разнообразных процессов, которые можно объединить под этим общим названием. С момента возникновения анизогамии факторы отбора, действующие на самцов и самок, различались. Именно эти факторы и будут рассмотрены в настоящей главе. Сам Дарвин делал различие между отбором, возникающим в результате прямой конкуренции между самцами, и отбором, возникающим в результате того, что самки могут делать выбор в пользу самцов того или иного типа.

## А. КОНЦЕПЦИЯ «ВЫБОРА САМЦОВ САМКАМИ»

Рассмотрим брачное поведение плодовой мушки *Drosophila subobscura* (Maynard Smith, 1956). Если самца и девственную самку поместить в удобную для скрещивания освещенную камеру, то самец будет приближаться к самке и описывать вокруг нее круги до тех пор, пока не окажется «лицом к лицу» с ней. После этого самка быстро переместится в ту или другую сторону, а самец будет следовать за ней, оставаясь относительно нее в том же положении. Затем самка может переместиться в другую сторону, так что в результате пара будет танцевать какое-то время «лицом к лицу». После того как по прошествии одной или нескольких секунд танец закончится, может произойти одно из двух. Самка может остаться неподвижной, и в этом случае самец зайдет сзади, взберется на нее и спарится, второй вариант — самка может отпрыгнуть и улететь.

Самки улетают прочь гораздо чаще, если самец старый, раненый или инбредный. В каждом из этих случаев самцу не

удается оставаться перед быстро передвигающейся самкой. Есть веские основания полагать, что самка допускает к себе самцов, остающихся перед ней во время танца, и отвергает тех, которым это не удается. Таким образом, выбирающей стороной являются исключительно самки. Самец, напротив, будет «танцевать» и пытаться взобраться даже на комочек воска на конце щетинки, если комочек сперва соответствующим образом передвигать из стороны в сторону, а затем оставить неподвижным.

Это делает понятным концепцию «выбра самцов самками». Прежде чем обсуждать факторы отбора, обуславливающие такое поведение самки, я должен сказать кое-что о самом слове «выбор». Когда мы говорим, что человек «выбирает» некоторый способ поведения, мы имеем в виду, что он мог бы поступить и по-другому; более того, мы подразумеваем, что если бы он руководствовался другими мотивами или доводами или если бы те же доводы были представлены ему иначе, то он действительно *мог* бы поступить по-другому. Аналогично, если я говорю, что самка плодовой мушки делает выбор в пользу скрещивания с аутбредным, а не инбредным самцом, я имею в виду, что она могла бы поступить и иначе; более конкретно, я имею в виду, что простое генетическое изменение у самки плодовой мушки может привести к тому, что такой способ поведения утратится или даже сменится на противоположный. Другими словами, когда мы говорим о выборе, который делает человек, то подразумеваем индивидуальную гибкость поведения; говоря же о «выборе» при обсуждении эволюции поведения, мы имеем в виду гибкость поведения в эволюционном масштабе времени.

Конечно, можно обсуждать эволюцию обряда «ухаживания», не используя слово «выбор» и, может быть, это было бы лучше всего. Однако *нельзя* обсуждать факторы отбора, ответственные за эволюцию конкретных типов поведения, до тех пор, пока четко не указано, какие типы изменчивости поведения мы считаем эволюционно возможными. В отношении брачного поведения это означает, что мы должны рассматривать возможные изменения в поведении как самок, так и самцов.

Чтобы окончательно прояснить ситуацию, рассмотрим следующий вопрос. Правильно ли говорить о выборе сам-



цов самками благородного оленя, у которых самцы дерутся за то, чтобы удержать самок в гареме? Я считаю, что правильно и что для объяснения поведения благородного оленя необходимо не только выяснить причины драк между самцами, но и объяснить, почему самки остаются в гареме (в действительности они остаются не всегда).

Возвращаясь к *D. subobscura*, поставим вопрос, почему самки способны делать различие между самцами, принадлежащими к одному виду, тогда как самцы вообще едва ли различают что бы то ни было? Бейтман (Bateman, 1948) предложил следующий ответ на этот вопрос. Самцы могут спариваться по многу раз ежедневно. Каждое спаривание с самкой своего вида повышает его приспособленность. Он мало что теряет от неудачи ухаживания или спаривания с неподходящей самкой (например, с самкой родственного вида). Напротив, самка за одно-единственное спаривание может получить спермы достаточно для того, чтобы оплодотворять все яйца, откладываемые в течение жизни. Она не может повышать свою приспособленность, спариваясь несколько раз (уже спаривавшиеся самки *D. subobscura* повторно спариваются лишь в том случае, если в результате первого спаривания не произошло осеменения), но зато может сделать это, выбирая в качестве партнера самца с высокой приспособленностью. Если между «балетными» способностями самцов и их достоинствами как отцов существует корреляция, то для самки будет выгодно отвергать неспособных к танцу.

Такой прямолинейный ответ вызывает два возражения. Во-первых, может быть мала аддитивная генетическая дисперсия приспособленности; во-вторых, ряд свойств, которым самки явно отдают предпочтение, вряд ли коррелируют с приспособленностью. Обсудим эти возражения.

#### Малая аддитивная генетическая дисперсия приспособленности

Существуют как теоретические, так и экспериментальные основания считать, что корреляция по приспособленности между потомством и родителями невелика [фактически аддитивная генетическая дисперсия приспособленности быстро исчерпывается; это явление обсуждается в монографии

Фалконера (Falkoner, 1960)]. Следовательно, самка, отбирающая в качестве партнера самца с высокой приспособленностью, в действительности не увеличивает математическое ожидание приспособленности своего потомства. Это серьезная трудность, однако она снимается, если самцы предоставляют своим детям еще что-то, кроме гамет (например, заботу, пропитание, хорошую территорию). Но таким способом нельзя объяснить выбор самками конкретных самцов или самцов с конкретными индивидуальными участками в «ситуации токования» (когда на обозримой территории группа самцов соревнуется за внимание самок). Фактически нельзя таким образом объяснить и выбор самок *D. subobscura*.

У токующих видов часто непонятно, что выбирает самка — самца или территорию, которую он удерживает за собой. Уайли (Wiley, 1973) показал, что у воротничковых рябчиков *Bonasa umbellus* на самцов, занимающих центральную часть тока, приходится большая часть спариваний. То же самое, вероятно, справедливо и для некоторых других токующих видов. Если это так, то часто какие-либо причудливые признаки самцов, позволяющие им успешно конкурировать с другими самцами за центральную часть территории, могут быть более существенными, чем признаки, непосредственно привлекающие самок (хотя, как фактически организованы такие столкновения между самцами, понять трудно). В данном контексте, однако, важно, что у токующих видов самки не получают от самцов ничего, кроме генов. Следовательно, самка, выбрав самца из центра тока, ничего не выигрывает, кроме некоторой аддитивной генетической дисперсии по признакам, позволяющим самцам занимать центральную территорию.

Как мне кажется, единственный способ преодолеть указанную трудность — это учесть тот факт, что аддитивная наследуемость приспособленности все же не равна нулю. Как повторяющиеся вредные мутации, так и транзитивный полиморфизм, возникающий при закреплении в популяции полезных мутаций, вносят свой вклад в аддитивную дисперсию приспособленности и таким образом делают выбор самок оправданным. Любопытно, что те же два свойства природных популяций приходится привлекать для объяснения эволюции рекомбинаций (гл. 7, разд. В).

Если основная часть генетической дисперсии приспособленности не аддитивна, то можно ожидать, что самки будут выбирать в качестве партнеров при скрещивании самцов, генетически не сходных с ними. Такого рода данные мне неизвестны, хотя некоторые типы поведения, приводящие к указанным последствиям, обсуждались в гл. 8. Явление, наиболее близкое к рассматриваемому, — это «феномен редких самцов» в отряде двукрылых (Ehrman, 1972), когда самки выбирают самцов, принадлежащих к типу, редкому в данной локальной популяции. Для большинства самок следствием такой линии поведения будет скрещивание с генетически далекими самцами.

#### Выбор самца с «гандикапом»

Самка, останавливающаяся на самце, способном выполнить сложный танец или осуществить ритуальное преследование, выбирает (по крайней мере скорее всего) партнера с высокой индивидуальной приспособленностью, и сомнения могут быть лишь в отношении средней приспособленности ее потомства. Но что можно сказать о самке павлина, выбирающей самца с большим громоздким хвостом? Обладателям таких хвостов труднее летать, и они чаще становятся добычей хищников. Дарвин утверждал, что если некоторый признак встречается только у самцов, то это означает, что признак вредный. Прямые данные по павлинам на этот счет отсутствуют, но Зеландер (Selander, 1972) приводит убедительные данные о том, что у полигамных длиннохвостых вороньих дроздов *Quiscalus mexicanus* доля самцов в популяции падает от 50% у только что вылупившихся птенцов до 30% среди взрослых особей. Почему самки этих дроздов должны выбирать в качестве брачных партнеров самцов, сыновья которых, если они похожи на отцов, будут подвержены высокой смертности до достижения половозрелости?

Фишер (Fisher, 1930) предположил, что дело здесь в существовании процесса, который я буду называть «самоутверждением при выборе». Пусть мы имеем полигамную популяцию, в которой большинство самок предпочитает самцов с длинными хвостами; рассмотрим судьбу редкого мутантного типа самок, выбирающих самцов с коротким хвостом. У сыновей мутантных самок хвосты будут короче,



чем в среднем по популяции, и эти особи, следовательно, с большей вероятностью будут доживать до размножения. Однако приспособленность указанных сыновей будет низкой, поскольку типичные самки в популяции не будут выбирать их в качестве брачных партнеров. Таким образом, ситуация, при которой имеются самцы с необыкновенно длинными хвостами и самки, предпочитающие таких самцов, раз возникнув, будет устойчивой. (Заметим, что, обсуждая проблему соотношения полов, Фишер фактически использовал рассуждение, основанное на идее УЭС, гл. 9, разд. А).

Вопрос о том, как такое предпочтение могло возникнуть, остается пока открытым. Ответить на него можно по-разному. Предположим, например, что некоторое время тому назад две симпатрические популяции в процессе эволюции превратились в «хорошие виды» и гибриды между ними обладают пониженной приспособленностью. Если особи из этих популяций различались по длине хвоста, то отбор будет благоприятствовать самкам «длиннохвостой» популяции, отбирающим в качестве партнеров самых длиннохвостых самцов. Это может скоро привести к тому, что даже в отсутствие второй популяции начнет действовать фишеровский механизм самоутверждения, который может затем привести к последующему чрезмерному увеличению хвоста до размеров, больших, нежели у исходного вида.

Здесь уместно отметить, что и в этом случае возникают некоторые сомнения, достаточна ли аддитивная генетическая дисперсия для того, чтобы обеспечить такой процесс. Если выбор самок приводит к сильному направленному отбору в пользу более длинных хвостов, то большая часть аддитивной генетической дисперсии по этому признаку будет фиксирована и самки, выбирающие длиннохвостых самцов, не будут больше получать дополнительное преимущество. Если не считать этой трудности, то нет оснований подвергать сомнению рассуждения Фишера, получившие математическое обоснование в работе О'Дональда (O'Donald, 1962).

Та же самая трудность возникает и в отношении некоторых рыб. Хаас (Haas, 1976) изучал «однолетних» рыб *Notobranchius quentheri* в эфемерных водоемах Западной Африки. Самки были целиком коричневыми, а самцы

раскрашены ярче, с ярко-пунцовыми хвостами. Самки образовывали пары с самцами только на время, необходимое для того, чтобы была вымечена и оплодотворена икра. Самцы не имели своей территории, но иерархия соблюдалась, причем более доминантные самцы агрессивно препятствовали размножению других самцов. Ухаживания практически не происходило; самка приближалась к самцу, и почти сразу же происходило спаривание. Хаас показал, что в условиях эксперимента самки с большей готовностью приближались к самцам, чем к другим самкам, и что самцы чаще, чем самки, становились жертвами хищников (цапель); оба явления отчасти объясняются тем, что в мутной воде рыбы с ярко-красными хвостами видны лучше.

По сути дела в этих результатах нет ничего удивительного. Однако вопрос остается: почему яркая окраска хвоста не пропадает и самцы не становятся менее уязвимыми для хищников? Почему самки не отыскивают самцов без красных хвостов, с тем чтобы их сыновья не стали добычей хищников? Такая ситуация не уникальна. Хаскинс и др. (Haskins et al., 1961) показали, что самки гуппи выбирают наиболее ярко окрашенных самцов, чаще других становящихся жертвами хищников. Фишеровская идея «самоутверждения при выборе партнера» представляется наилучшим способом объяснения этих фактов.

Однако Захави (Zahavi, 1975) выдвинул альтернативное объяснение такому чрезмерному развитию вторичных половых признаков, которое влечет за собой серьезные неудобства для их обладателей («гандикап»). Ход его рассуждений таков (я использую антропоморфную терминологию, но рассуждения Захави могут быть изложены и без нее, хотя и более громоздко). Самка фазана хочет выбрать отцом своих детей самца с генами высокой приспособленности. К сожалению, способа, позволяющего прямо распознать такие гены, не существует. Однако самец с «гандикапом» (например, с длинным и неуклюжим хвостом) не смог бы дожить до зрелости, если бы не обладал высокой приспособленностью в других отношениях. Следовательно, выбирая самца с длинным хвостом, самка может быть уверена в том, что она при этом выбрала самца с генами высокой приспособленности.

Захави назвал это рассуждение «принципом гандикапа».



Оно было подвергнуто критике в работах Дэвиса и О'Дональда (Davis, O'Donald, 1976), а также Мэйнарда Смита (Maynard Smith, 1976d). Основная трудность состоит в следующем. Самка, выбирающая самца с «гандикапом», обеспечивает присутствие в генотипе своих детей не только генов высокой приспособленности отца, но и генов, определяющих «гандикап». Какой будет в результате приспособленность потомства — более высокой или более низкой, чем средняя? Мне кажется, на этот вопрос нельзя ответить, не прибегая к математическим выкладкам. Необходимо построить генетическую модель и посмотреть, что получается.

При этом, конечно, возникают трудности. Основная из них заключается в следующем: предположим, что частота генов, определяющих «гандикап», или генов, обуславливающих выбор самца с «гандикапом», увеличивается; чем вызвано это увеличение — действием «принципа гандикапа» Захави или «самоутверждением при выборе» по Фишеру?

Чтобы ответить на этот вопрос, нужно посмотреть, увеличивается ли частота генов, определяющих «гандикап», или генов, обуславливающих выбор самцов с гандикапом, пока эти *гены редки*. Если частота увеличивается, то реализуется принцип Захави, поскольку фишеровский процесс «работает» лишь в том случае, когда гены, обуславливающие выбор, распространены в популяции достаточно широко. Я использовал этот подход при построении простой модели, в которой общую приспособленность, «гандикап» и выбор самки определяли разные локусы (Maynard Smith, 1976d). Чтобы сделать эффективность «принципа гандикапа» более правдоподобной, я предположил, что гены, определяющие «гандикап», проявляются только у самцов; таким образом, дочери самок, выбирающих самцов с «гандикапом», обладали высокой приспособленностью.

Мне не удалось обнаружить ни одной правдоподобной ситуации, в которой принцип Захави действовал бы. Если гены, определяющие «гандикап», или гены, обуславливающие выбор самцов с «гандикапом», исходно были редки, то в дальнейшем их частота всегда понижалась; если исходно они были распространены в популяции достаточно широко, то в дальнейшем их частота могла часто возрасть в соответствии с принципом Фишера. Можно представить себе



две ситуации, в которых мог бы действовать «принцип гандикапа».

1. Гены, определяющие «гандикап», неаддитивны; гены приспособленности аддитивны.

2. «Гандикап» имеет негенетическую природу.

Ни одна из этих гипотез не кажется мне правдоподобной. В ответной статье Захави (Zahavi, 1977) предложил новую описательную модель, утверждая, что «эта модель с очевидностью может работать». Так как в ней предполагается неаддитивное наследование приспособленности, то мне представляется очевидным как раз обратное. Я по-прежнему допускаю, что некоторая видоизмененная форма «принципа гандикапа» может быть существенна, но я не вижу большого смысла в дальнейшей дискуссии до тех пор, пока не будет продемонстрирована «работоспособность» хотя бы одной правдоподобной генетической модели.

Я не могу завершить раздел, посвященный выбору самцов самками, не прокомментировав предположение Трайверса (Trivers, 1976) о том, что такой выбор может способствовать поддержанию полового размножения как такового. Как отмечает Трайверс, если бы самки действовали столь избирательно, что «в действительности в каждом поколении участвовали в скрещивании лишь самцы, которые обладают генами, обеспечивающими их дочерям примерно двукратное преимущество по сравнению с генами самих матерей», то это объясняло бы, почему мутанты, обуславливающие бесполое размножение, не распространяются в популяции. Тем самым мы допускали бы, что средняя приспособленность потомства самки, удачно выбирающей самца, может быть вдвое выше приспособленности особи, генетически тождественной самой самке. Представить такую ситуацию довольно трудно. Какая-то аддитивная генетическая дисперсия приспособленности может иметь место, но не настолько большая.

#### Б. ЗАБОТА О ПОТОМСТВЕ.

Основанный на результатах экспериментов с *Drosophila subobscura* вывод, согласно которому для самцов селективно выгоден промискуитет, а для самок — избирательное скрещивание, предполагает, что самцы не дают

своему потомству ничего, кроме гамет. Если же родители охраняют или кормят детей, то ситуация усложняется. Недавно возникший интерес к этой проблеме был в значительной степени вызван работой Трайверса (Trivers, 1972). Он проанализировал проблему с точки зрения «родительских инвестиций», определив в качестве «родительской инвестиции» в потомка все то, что увеличивает шансы потомка на выживание (и, следовательно, на успех при размножении) за счет способности родителя произвести инвестицию в другого потомка».

Подход Трайверса недавно был подвергнут критике Доукинсом и Карлайлем (Dawkins, Carlisle, 1976) на том основании, что поведение животных правильнее описывать с точки зрения ожидаемой в будущем прибыли, а не инвестиций, сделанных в прошлом. Трайверс на это может возразить, что он *определяет* инвестиции в терминах возможностей размножения потомства в будущем, так что в действительности его анализ ориентирован на будущее. Однако я полагаю, что сама концепция инвестиций может приводить к недоразумениям, и ее всегда трудно применять корректно. Я сформулировал проблему по-иному (Maynard Smith, 1977a), в рамках теории игр и устойчивых эволюционных стратегий. Как всегда, такой подход не объясняет нам происхождения конкретного типа поведения, но показывает, как оно может поддерживаться. Главный вывод из этого анализа, состоящий в том, что пол, больше вкладывающий в производство потомства, может меньше вкладывать в его воспитание, по-видимому, противоречит выводам, основанным на концепции инвестиций.

Идея предложенного мною подхода состоит в отыскании пары «стратегий»,  $I_m$  для самца и  $I_f$  для самки соответственно, которые эволюционно устойчивы в том смысле, что

1) если большинство самцов принимает стратегию  $I_m$ , то выигрыш самок составит  $I_f$ , и

2) если большинство самок придерживается стратегии  $I_f$ , то выигрыш самцов составит  $I_m$ .

С самого начала я должен оговориться. Слово «стратегия» я использую здесь в смысле «линия поведения, запрограммированная до начала размножения», а не складывающаяся по тем или иным правилам в зависимости от линии поведения конкретного партнера. Например,  $f_m$

может означать «покинуть самку, как только она отложит яйца, и попытаться спариться с другой самкой», но не может означать «покинуть самку, если она садится на яйца, но оставаться и высидывать яйца, если самка их бросает». В самой теории игр нет ничего, что не позволяло бы использовать и второй подход [и фактически он был использован в работе Мэйнарда Смита и Прайса (Maynard Smith, Price 1973) при анализе стратегий в конфликтах между животными], однако в данном контексте запрограммированные стратегии кажутся более подходящими, по крайней мере при первой попытке подступить к проблеме.

Рассмотрим вид с дискретными сезонами размножения.

Пусть  $P_0$ ,  $P_1$  и  $P_2$  есть вероятности выживания неохранных яиц и яиц, охраняемых одним и двумя родителями соответственно.

Пусть  $p$  — вероятность того, что самец, оставивший самку после скрещивания, спарится с другой самкой.

Пусть  $V$  — число яиц, откладываемых самкой, бросающей кладку, и  $v$  — число яиц, откладываемых самкой, охраняющей кладку. Если стратегии заранее запрограммированы и если охрана кладки требует наличия у родителя некоторых пищевых запасов, то  $V$  может быть значительно больше  $v$ .

$P_0$ ,  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $p$ ,  $V$ ,  $v$  могут рассматриваться как постоянные, значения которых определяют поведенческие стратегии. Для простоты я рассмотрю лишь по две стратегии для каждого пола, а именно  $O$  — «охранительную» и  $D$  — «дезертирскую». Модель умышленно строится простой. Некоторые более сложные ситуации (например, самец может не являться отцом детенышей, которых он охраняет; самец может и охранять детенышей, и спариваться со второй самкой; самка может спариваться вторично) будут обсуждаться позднее.

Первым шагом при анализе в рамках теории игр является построение матрицы выигрышей; в данном случае это математические ожидания числа потомков родителей каждого пола в зависимости от принятых стратегий. Такая матрица изображена в табл. 7.

Я буду считать, что оставивший самку самец вторично способен спариться только однократно. Если самец спарива-



Таблица 7

Выигрыши родителей, придерживающихся  
«охранительной» (О) и «дезертирской» (Д)  
стратегий

		Самки	
		О	Д
Самцы	О	$vP_2$	$VP_1$
	Д	$vP_1$	$VP_0$
		$vP_1(1+p)$	$VP_0(1+p)$

ется многократно, то вместо выражения  $V(1+p)$  будет фигурировать  $V(1+p+p^2+p^3\ldots) = V/(1-p)$ . В рассматриваемом нами приближении такое различие несущественно.

Имеются четыре возможные пары стратегий, и нетрудно выписать условия, которые должны выполняться для того, чтобы эти стратегии были УЭС.

УЭС 1. И тот и другой пол придерживается стратегии О («гиббоны»):

$vP_2 > VP_1$ , или самка покидает детей,  
 $P_2 > P_1(1+p)$ , или самец покидает детей.

УЭС 2. Стратегия самца О, самки — Д («колюшки»):

$VP_1 > vP_2$ , или самец остается с детьми,  
 $P_1 > P_0(1+p)$ , или самка покидает детей.

УЭС 3. Стратегия самца Д, самки — О («утки»):

$vP_1 > VP_0$ , или самка покидает детей,  
 $P_1(1+p) > P_2$ , или самец остается с детьми.

УЭС 4. Стратегия самца Д, самки — Д («плодовые мушки»):

$VP_0 > vP_1$ , или самка остается с детьми,  
 $P_0(1+p) > P_1$ , или самец остается с детьми.

Если  $P_2 \gg P_1$  (оба родителя заботятся о детях много лучше, чем каждый из них по отдельности) и  $p$  не слишком велико, то УЭС будет охрана потомства обоими родителями. Если  $P_0$  равно или немногим меньше  $P_1$ , то УЭС будет стратегия, при которой оба родителя покидают потомство.

Мне особенно интересны стратегии, которые я назвал «колюшки» и «утки» (хотя, как выяснится в дальнейшем, ни одно из этих названий не является вполне удачным). Стратегия «колюшки» является УЭС, если  $V \gg v$  (т. е. самка, охраняющая потомство, неспособна отложить много яиц); если опека со стороны одного родителя почти столь же хороша, как и со стороны обоих, и много лучше, чем отсутствие охраны вообще; если  $p$  не слишком велико. Стратегия «утки» является УЭС при тех же самых предположениях относительно отсутствия родительской заботы и заботы со стороны одного и двух родителей и когда, кроме того,  $V$  не слишком сильно отличается от  $v$ , а  $p$  велико. Другими словами, если шансы самца на повторное спаривание велики, а откладывание яиц не слишком обременительно, то эволюционно устойчивой является стратегия «утки», а при прямо противоположных условиях — стратегия «колюшки».

Важно, однако, заметить, что при фиксированных значениях всех постоянных УЭС могут быть одновременно и стратегия «колюшки», и стратегия «утки». Конечно, популяция не может находиться сразу в обоих состояниях, но эволюционно придет к одному из них в зависимости от начального состояния. Это не очень-то приятно, поскольку означает, что существующее состояние популяции может определяться исходным состоянием предковой популяции, которое изучить уже нельзя. Кое-что сказать, однако, можно. Предположим вначале, что исходной стратегией было отсутствие родительской работы, а затем в ходе эволюции один из родителей приобрел способность заботиться о потомстве. Можно будет рассмотреть три ситуации.

1. Внутреннее оплодотворение. В этом случае самец вряд ли присутствует при откладывании яиц, а потому более вероятно, что привычка охранять кладку возникнет у самки. У этого вопроса есть и еще одна сторона (Trivers, 1972):

самец не может быть уверен в своем отцовстве, и поэтому от охраны потомства он выигрывает меньше, чем самка. Я не думаю, что такое рассуждение правильно, поскольку мы должны сравнивать не выигрыши самца и самки, а выигрыши самца в случаях, когда он охраняет и не охраняет потомство. Самец, бросающий потомство, выигрывает в том, что касается его шансов на повторное спаривание. Однако, если нет гарантии, что отцом является именно данный самец, выигрыш от повторного спаривания уменьшается с тем же коэффициентом, что и выигрыш от охраны потомства. Самцу может быть выгодно бросить потомство, если это сильно увеличивает его шансы на повторное спаривание, однако это мало связано с вероятностью его отцовства.

Как бы то ни было, либо из-за неопределенности отцовства, либо из-за того, что самец не присутствует при откладывании яиц, но в группах с внутренним оплодотворением отцовская забота о потомстве, по-видимому, довольно редкое явление. Например, она очень редка у пресмыкающихся и почти не встречается у рыб с внутренним оплодотворением.

Выше было показано, что неопределенность отцовства сама по себе еще не создает отбора, направленного против отцовской заботы о потомстве. Однако среди самцов существует сильный отбор в пользу приобретения уверенности в своем отцовстве (Parker, 1974). Например, у насекомых самец может стеречь самку, с которой он спарился, до момента откладывания яиц, что иногда дает начало отцовской заботе о яйцах и потомстве; к сожалению, это обстоятельство может рассматриваться как аргумент в пользу обеих точек зрения, поскольку охрана самцом самки, с которой он спарился, увеличивает как вероятность того, что он будет присутствовать при откладывании яиц, так и его уверенность в отцовстве.

2. Внешнее оплодотворение с образованием пар. В этом случае (например, у бесхвостых амфибий) оба рассмотренных выше барьера, препятствующих отцовской заботе о потомстве, сильно снижены. Если, как это, по-видимому, и происходит, откладывание яиц сильно истощает самку, то скорее всего эволюционно разовьется УЭС «колюшки». Некоторые данные в пользу этого обсуждаются ниже.



3. Коллективное внешнее оплодотворение. По-видимому, всякая родительская забота о потомстве отсутствует, если только нет особей (безразлично какого пола), способных опознать собственное потомство.

Применим предложенную модель к некоторым системам скрещивания, известным у млекопитающих. У млекопитающих система размножения определяется лактацией самки. Самцы обычно не выкармливают свое потомство. В некоторых случаях они могут способствовать выживанию потомства, охраняя его от хищников, но в большинстве групп отбор среди самцов направлен на увеличение числа их спариваний посредством различных систем полигамии. Моногамия обнаружена у многих плотоядных и у некоторых приматов. У хищников самец может способствовать выживанию потомства, принося пищу кормящей самке или обеспечивая пищей самих детенышей. Среди приматов моногамия обнаружена у тех видов (например, гиббонов и мартышек), у которых самец охраняет территорию, достаточно большую для того, чтобы на ней могла прокормиться одна самка со своим потомством, но не больше (Clutton-Brock, Harvey, 1977). Самцы этих видов вносят свой вклад в воспитание потомства, перетаскивая детенышей и защищая их, а также охраняя границы территории, и странно, что в этой ситуации ни разу эволюционно не развилась способность самцов к лактации.

Если у млекопитающих система размножения определяется существованием лактации, то у птиц доминирующим является тот факт, что для большинства видов успех размножения определяется не числом яиц, которое может отложить самка (Lack, 1968), а числом яиц, которое она может высидеть, и числом птенцов, которых могут прокормить и защитить родители. В рамках нашей модели это означает, что  $V$  и  $v$  различаются не очень сильно, поскольку число отложенных яиц лишь незначительно сказывается на способности самки высиживать яйца, защищать и выкармливать потомство. У видов, у которых родители выкармливают потомство, в большинстве случаев оба родителя вносят более или менее одинаковый вклад в воспитание потомства как в то время, когда птенцы находятся в гнезде (большинство воробьиных и хищных), так и после того, как они оставляют гнездо (например,

поганки и гагары), как это и предсказывается моделью, поскольку  $P_2 \gg P_1$ . Если родители не выкармливают птенцов, то обычно потомство охраняет лишь одна самка. Этого и следовало ожидать, поскольку  $V \approx v$  и  $P_2 \approx P_1$ . Однако в стратегиях размножения существует большая изменчивость, и полигиния эволюционно возникает лишь в некоторых случаях.

Вернер и Уилсон (Verner, Wilson, 1966) и Орайенс (Orians, 1969) предполагают, что полигиния возникает тогда, когда качество территории, удерживаемой различными самцами, варьирует достаточно сильно, чтобы самке было выгоднее спариться с уже спаривавшимся самцом на лучшей территории, чем с неспаривавшимся на худшей. Данные по видам, у которых самец удерживает территорию, где может гнездиться одна самка, а может и несколько (см. обзор Selander, 1972), подтверждают эту теорию. Во-первых, в отношении трех таких видов (*T. palustris palustris*, *Agelaius phoeniceus* и *Cassidix mexicanus*) известно, что самки часто предпочитают уже спаривавшихся самцов при том, что есть свободные неспаривавшиеся. Во-вторых, по *Agelaius phoeniceus* существуют данные о том, что число приходящихся на одну самку птенцов, покидающих гнездо, действительно выше у самок, спаривавшихся полигамно, а не моногамно (Haigh, цитирую по Selander, 1972).

Зеландер считает, что такой характер размножения эволюционно возник у видов, у которых лимитирующим фактором является не пища, а места, пригодные для гнездования. Если эти места характеризуются «пятнистым» пространственным распределением, то вполне может существовать большая изменчивость в отношении ценности территорий, удерживаемых различными самцами, как того и требует теория Вернера—Уилсона—Орайенса.

Однако теория не в силах объяснить тип полигинии, обнаруженный, например, у некоторых тетеревиных (Tetraonidae), при котором самец не участвует ни в чем, кроме спаривания. Системы скрещивания у тетеревиных недавно были рассмотрены в обзоре Уайли (Wiley, 1974). У некоторых видов образуются более или менее постоянные пары, но лишь у шотландской куропатки *Lagopus lagopus* самец действительно принимает большое участие в заботе о потомстве. Другие виды полигамны, причем самцы или собираются на токовищах, как тетерева и воротничковые



рябчики, или демонстрируют брачное поведение поодиночке, далеко друг от друга (лесные виды). Почему эволюционно возникли такие различия, совершенно неясно.

У водоплавающих птиц (Anatidae) (Kear, 1970) поведение, при котором о потомстве заботится один из родителей, как это обнаружено у уток (*Anas*), нырков (*Aythya*) и ямайских савок (*Oxyura*), по-видимому, эволюционно возникло из заботы о потомстве обоих родителей, известной у гусей и лебедей (*Anser*, *Cygnus*), у которых самец остается у гнезда на страже и охраняет потомство. Очевидное объяснение этого явления состоит в том, что более крупные виды способны отогнать от гнезда большинство потенциальных хищников, тогда как более мелкие охраняют птенцов, маскируя гнездо, или отводят хищников, притворяясь подранками. В последнем случае один родитель почти так же хорошо справляется с охраной птенцов, как и пара. У большинства мелких видов самец обычно бросает самку вскоре после спаривания. Однако выигрыш при этом, вероятно, состоит не в увеличении вероятности повторного спаривания (как это предполагалось в модели), а в увеличении вероятности выживания (Bellrose et al., 1961).

Среди редких случаев полиандрии у птиц большинство наблюдалось у болотных птиц (Yenni, 1974). У американской яканы (*Yacana spinosa*) спаривания происходят на протяжении всего года (Zenni, Collier, 1972). Самка удерживает и охраняет большую территорию, в пределах которой отдельные участки удерживаются несколькими самцами. Самцы строят гнезда, высиживают птенцов и заботятся о них. Самки на 75% тяжелее самцов. Дженни считает, что такая необычная стратегия размножения могла эволюционно возникнуть из обнаруженной у некоторых болотных птиц манеры откладывать пару кладок. У песчанок (*Calidris alba*) и белохвостых песочников (*C. temminckii*) самка обычно вначале откладывает одну кладку из четырех яиц, которую высиживает и опекает самец, а затем спаривается с другим самцом и откладывает вторую кладку, которую высиживает и опекает сама. Это явление можно рассматривать как адаптацию к короткому сезону размножения в арктических условиях изобилия пищи.

Когда откладывается пара кладок, то ясно, что самец должен заботиться о первой из них. Отсюда уже недалеко до



ситуации, обнаруженной у пятнистого улита (*Actitis macularis*), у которого при избытке самцов в данной местности самка откладывает ряд кладок, каждую из которых опекает другой самец, а сама остается с последним, чтобы помогать ему выращивать последнее потомство. На этой стадии эволюции самка может увеличивать свою приспособленность, отгоняя других самок, с тем чтобы большее число самцов могло заботиться об отложенных ею яйцах, приближаясь к ситуации, обнаруженной у яканы (следует только помнить, что двойные кладки обнаружены у болотных птиц, размножающихся в Арктике, а якана круглогодично размножается в тропиках).

Выше я утверждал, что причина, по которой у птиц стратегия «утки» гораздо более распространена, чем стратегия «колюшки», состоит в том, что способность птиц откладывать яйца неограниченна, т. е.  $V \approx v$ . Завершая этот краткий обзор стратегий размножения у птиц, рассмотрим два вида, у которых, вероятно, способность самок откладывать яйца ограничена и у которых о яйцах заботятся самцы. У нанду *Rhea americana* (Bruning, 1973) период размножения имеет четкие границы и начинается с того, что самцы в поединках между собой устанавливают иерархию доминирования. Доминирующие самцы собирают гаремы, насчитывающие до пятнадцати самок, спариваясь с каждой самкой через каждые два-три дня. Самки откладывают яйца в построенное самцом гнездо в течение десяти дней, пока там не соберется до пятидесяти яиц. Затем самец прогоняет самок и приступает к насиживанию яиц. Самки при этом могут присоединиться к другому самцу и таким образом последовательно откладывают яйца для множества самцов в течение всего сезона размножения.

Брунинг показал, что яйца, отложенные в начале сезона, имеют максимальные шансы на выживание. Следовательно, легко понять, почему описанная стратегия является эволюционно устойчивой, т. е. такой, при которой ни один из полов не может выиграть, отклоняясь от принятой линии поведения. Доминантный самец получает столько отложенных в начале сезона яиц, отцом которых он, по всей видимости, является, сколько способен высидеть; самка может быть уверена в том, что, как только она снесет

Таблица 8

**Забота о потомстве у костистых рыб  
(Breder, Rosen, 1966)**

Забота о потомстве наблюдается <sup>1</sup>						Забота о потомстве отсутствует
при внешнем оплодотворении			при внутреннем оплодотворении			
♂	♀	оба родителя	♂	♀	оба родителя	
28	6	8	2	10	0	

<sup>1</sup> Указано число семейств, в составе которых имеются виды с проявлением заботы о потомстве со стороны одного или обоих родителей.

следующее яйцо, какой-нибудь самец приступит к его высиживанию.

Самец сорной курицы *Leipoa ocellata* (Frith, 1962) возводит из песка и опавших листьев большую кучу, которая служит инкубатором для яиц. Самка откладывает яйца на протяжении трех-четырех месяцев и может отложить до тридцати яиц, вес каждого из которых составляет 10% от ее собственного веса. На протяжении всего этого периода самец самостоятельно строит инкубатор и поддерживает его в порядке. Пары моногамны всю жизнь. Хотя такая стратегия размножения очень сильно отличается от стратегии нанду, в обоих случаях лимитирующим фактором является число яиц, откладываемое самкой, и в обоих случаях о потомстве заботится самец.

Из холоднокровных позвоночных особый интерес представляют бесхвостые амфибии и костистые рыбы. У лягушек, по-видимому, самцы и самки заботятся о потомстве примерно одинаково часто. Эта группа особенно интересна для исследования, поскольку в ней в одних случаях эволюционно возникла стратегия «утки», а в других — «колюшки». Данные по костистым рыбам собраны в превосходном обзоре Бредера и Розена (Breder, Rosen, 1966). Часть этих данных суммирована в табл. 8. Данные таблицы в основном подтверждают предсказание теории, согласно которому при внешнем оплодотворении выгодна стратегия «колюшки». Однако для того, чтобы модель правильно

описывала ситуацию во многих из семейств, представленных в первом столбце таблицы, необходимо произвести важное уточнение модели. Самцы, остающиеся после спаривания охранять кладку, вовсе не обязательно понижают свои шансы на повторное спаривание с другой самкой. Например, самец колюшки может последовательно привлечь ряд самок, которые отложат яйца в его гнездо. Охраняет ли самец потомство лишь одной самки или нескольких — для многих из перечисленных семейств неясно.

#### В МОНОГАМИИ, ПОЛИГАМИИ И ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ

Обоснование того, каким образом выбор самцов самками может привести в моногамной популяции с соотношением полов 1 : 1 к заметному половому диморфизму, сталкивается с явной трудностью. Каждый самец в конце концов приобретает брачного партнера; какой же выигрыш он получает от ярко выраженных вторичных половых признаков? Дарвин (Darwin, 1871) отдавал себе отчет в существовании этой трудности. Он считал, что самец, которого предпочитают самки, будет приступать к размножению раньше других и этим, вероятно, увеличит свою приспособленность, во-первых, потому, что раннее начало размножения — это само по себе преимущество, а во-вторых, самки, первыми готовые к размножению, представляют собой, вероятно, наилучших брачных партнеров. Аналогичным образом самке может быть выгодно выбирать самца, так как при этом она получает партнера с приспособленностью выше средней.

Справедливость рассуждений Дарвина оценить трудно. В их пользу свидетельствует тот факт, что нет необходимости предполагать существование аддитивной генетической дисперсии приспособленности. У моногамных видов обычно оба родителя заботятся о потомстве. Следовательно, индивидуальный выбор приспособленного брачного партнера есть выбор хорошего отца своим детям. Существует, однако, и еще один фактор отбора, который может быть ответствен за вторичные половые признаки: это преимущество, связанное с возникновением докопуляционных барьеров, препятствующих гибридизации на ранних стадиях видообразования (Dobzhansky, 1973). Похоже, что в таких



группах, как утки, у которых вклад самцов в заботу о потомстве невелик, это преимущество более важно, чем дарвиновский половой отбор.

Наиболее убедительные данные в пользу существования дарвиновского полового отбора у моногамных видов дают исследования О'Дональда (O'Donald, 1976 и более ранние работы) по короткохвостым поморникам Шетландских островов. Это полиморфный вид, причем среди представителей обоих полов встречаются темные, светлые экземпляры и экземпляры, имеющие промежуточную окраску. Вид моногамен, и особи, образующие пару в одном году, обычно остаются вместе и в дальнейшем, хотя около 15% птиц после первого сезона размножения в следующем меняют брачного партнера. Самки, скрещивающиеся впервые, предпочитают темных самцов, возможно потому, что они удерживают за собой большую территорию. Соответственно при первом размножении темные самцы раньше светлых приступают к скрещиванию и, следовательно, более преуспевают в выращивании птенцов. Таким образом, ситуация на Шетландских островах очень хорошо соответствует предложенному Дарвином механизму. Какое именно уравнивающее ситуацию преимущество светлой формы поддерживает этот полиморфизм, неясно, однако по мере продвижения на север частота светлой формы возрастает, так что, возможно, полиморфизм поддерживается пространственной изменчивостью отбора.

Интенсивность полового отбора, возникающего как в результате выбора самцов самками, так и при конкуренции между самцами, в полигамных видах много выше, чем в моногамных. Как одно из следствий в полигамных видах обычно гораздо сильнее выражен диморфизм по размерам (последние обзоры данных: по приматам Clutton-Brock, Harvey, 1977; по тетеревиным Wiley, 1974; по птицам в целом Verner, Willson, 1969; данные о том, что у ящериц *Anolis garmani* более крупные самцы чаще участвуют в копуляциях, приводятся в работе Trivers, 1976; обратный половой диморфизм по размерам у полиандрических птиц рассмотрен в работе Jenni, 1974).

Хотя дарвиновский половой отбор представляется (по крайней мере для позвоночных) наиболее важным фактором, обуславливающим половой диморфизм и ответственным за

наиболее яркие его проявления, однако это не единственный фактор. Второй хорошо изученный процесс — экологическая дифференциация полов, в особенности в отношении питания. Важно понимать, что такая интерпретация не требует привлечения концепции группового отбора для объяснения этой дифференциации максимизацией доступного виду спектра питания. Рассмотрим, например, дифференциации по размерам потребляемых пищевых объектов. В любой ситуации, когда виду предоставляется «экологическая свобода», быстрее всего истощатся источники пищи с размерами пищевых объектов, типичными для потребления данным видом; отбор будет благоприятствовать особям, потребляющим как более крупные пищевые объекты, так и более мелкие. Если изначально между полами существует некоторое различие в размерах (например, самцы крупнее самок), то мелкие самки окажутся в среднем более приспособленными, чем крупные, а крупные самцы — более приспособленными, чем мелкие. Таким образом, отбор будет увеличивать ранее существовавшие различия в размерах.

Зеландер (Selander, 1972) дал прекрасный обзор этого процесса у птиц. Он подчеркивает, что часто бывает трудно установить, какой процесс в конкретных случаях ответствен за половой диморфизм — дарвиновский половой отбор или экологическая дифференциация. Иногда (например *Neomorpha acutirostris* и некоторые дятлы) различия между полами касаются лишь органов питания. Причинная связь с экологической дифференциацией подтверждается тем фактом, что у одного из видов дятлов степень полового диморфизма по размерам клюва у островных видов больше, чем у континентальных. В этих случаях причиной диморфизма с очевидностью является экологическая дифференциация. Напротив, домовый воробей *Passer domesticus* мономорфен по размерам клюва и черепа, но половой диморфизм существует в отношении размеров других частей тела.

Интересен, но не объяснен тот факт, что в четырех независимо эволюционировавших группах хищников (соколы, совы, фрегаты и поморники) самки крупнее самцов (Amadon, 1959). Это явление нельзя объяснить простым усилением ранее существовавших различий; например, поморники произошли от чаек, у которых самец обычно слегка крупнее

самки. Возможно, большие размеры самки представляют собой адаптацию к откладыванию крупных яиц, но даже если это так, остается не ясной связь между большими размерами самок и хищным образом жизни.

Дарвиновский половой отбор и экологическая дифференциация не исчерпывают всех факторов отбора, ответственных за половой диморфизм по размерам. Это мнение было высказано Роллсом (Ralls, 1976), когда он рассматривал те группы млекопитающих, у которых самки крупнее самцов. Полиандрические виды у млекопитающих неизвестны, так что конкуренция за самцов вряд ли может быть в этих случаях важным фактором, и трудно представить себе какой-либо селективный механизм, общий для всех известных случаев.

Следует упомянуть еще одну, правда довольно трудно-объяснимую, особенность диморфизма по размерам. Ренш

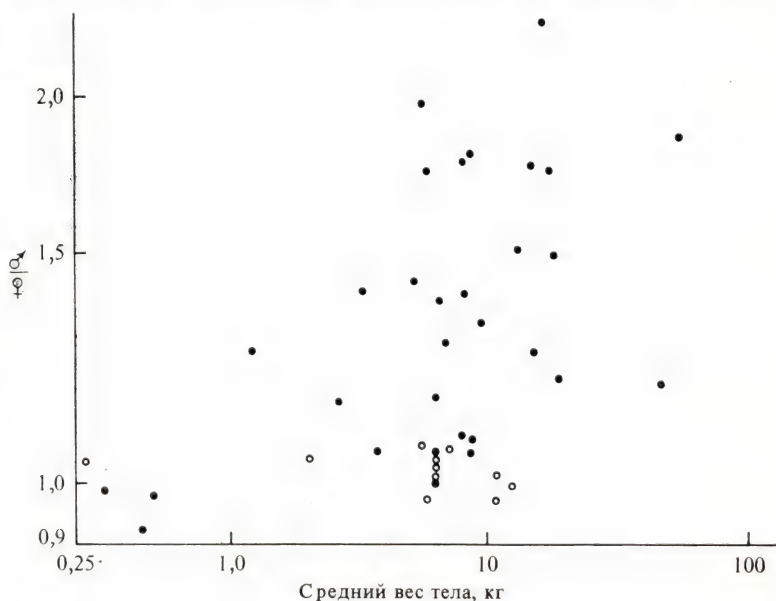


Рис. 21. Степень полового диморфизма у приматов как функция размеров тела (Clutton-Broch, Harvey, 1977). Светлые кружки соответствуют моногамным видам, темные — полигамным.



(Rensch, 1960) утверждает, что существует корреляция между абсолютными размерами (оцениваемыми, например, по размерам взрослой самки) и половым диморфизмом по размерам (например, отношение размеров тела самца к размерам самки) (рис. 21). С чем это связано? Есть одно простое, но не вполне удовлетворительное объяснение. У любых полигинных видов существует сильный направленный отбор на увеличение размеров тела самцов; на самок действует нормализующий отбор, причем обычно менее интенсивный. Поскольку большинство генов, определяющих размеры тела, не связано с полом, результатом такого отбора будет увеличение размеров тела и самцов, и самок; однако, поскольку некоторые из этих генов все же сцеплены с полом, увеличиваться при этом будет также и половой диморфизм по размерам. Таким образом, полигиния будет одновременно приводить к увеличению и абсолютных размеров тела, и степени диморфизма. Хотя отбор такого типа может вносить вклад в корреляцию между размерами и степенью диморфизма, приводя к образованию крупных диморфных полигинных видов и менее крупных и менее диморфных моногамных видов, это скорее видимость объяснения, чем само объяснение.

## МУТАЦИИ

А. ЯВЛЯЕТСЯ ЛИ ЧАСТОТА МУТАЦИЙ МИНИМАЛЬНОЙ  
ИЛИ ОПТИМАЛЬНОЙ?

Относительно частоты мутаций существуют две точки зрения. Согласно одной из них, реально наблюдаемая частота мутаций представляет собой результат некоторого компромисса между отбором на понижение частоты мутаций, поскольку большинство из них оказывает вредное действие на приспособленность особей, и отбором на повышение частоты мутаций, поскольку они имеют большое эволюционное значение. Согласно второй точке зрения, реальная частота мутаций является физиологически минимальной достижимой, если не прибегать к чрезмерным затратам энергии и времени на процесс репликации.

Количественно этот вопрос был впервые проанализирован Кимурой (Kimura, 1960, 1967). Во второй из цитируемых статей он доказывает, что существует внутригрупповой отбор на понижение частоты мутаций, поскольку большинство мутаций вредны, и межгрупповой отбор на увеличение их частоты, поскольку без новых мутаций невозможна эволюция. Оптимальное компромиссное значение частоты мутаций он отыскивает из соображений минимизации общего генетического груза  $L$ , задаваемого суммой мутационного и субституционного грузов, и приходит к выводу, что оптимальной является частота мутаций, при которой  $M = E$ , где  $M$  — частота мутаций, приходящихся на гамету за поколение, а  $E$  — частота аллельных замен (фиксации аллелей) за поколение. Однако Кимура никак не объясняет, почему отбор должен минимизировать величину  $L$ . К этому вопросу я вернусь позднее.

Кимура обсуждает также и вторую возможность: частота мутаций минимальна. Он отмечает, что реальные частоты мутаций для разных организмов весьма сильно различаются, а это свидетельствует против того, что частота

мутаций соответствует физиологически минимальной возможной, по крайней мере в случаях высокой частоты мутаций. Кроме того, как полагает Кимура, если некоторая мутация происходит с меньшей частотой, чем типичная частота мутаций для этого вида, то это означает, что данная мутация обладает вредным плейотропным эффектом. Уже после появления его статьи были открыты модификаторы, понижающие спонтанную частоту мутаций у микроорганизмов (ссылки см. в работе Drake, 1974); обязательно ли они оказывают вредное влияние на скорость репликации, пока неясно, однако известно, что в некоторых случаях это действительно так.

Лей (Leigh, 1970) утверждал, что в размножающихся половым путем популяциях эффективным может быть лишь отбор, снижающий частоту мутаций; основанием для такого утверждения послужили данные об общей неэффективности межгруппового отбора. Лей, однако, подчеркивал, что в бесполой популяциях отбор может оптимизировать частоту мутаций в том смысле, в каком об этом говорил Кимура ( $M = E$ ). Несколько видоизмененный вариант доказательства Лея я привожу в приложении к этой главе. Оно справедливо лишь для бесконечных популяций, скорость эволюции в которых задается скоростью изменений в окружающей среде (т. е. скоростью, с которой новые мутации становятся селективно выгодными). Возможно, частота мутаций, оптимальная для бесконечной популяции, не будет

Таблица 9

Сравнительные данные по спонтанной частоте мутаций  
(Drake, 1974)

Организм	Число пар оснований в геноме	Частота мутаций на репликацию пары оснований	Частота мутаций на геном за поколение
Бактериофаг $\lambda$	$4,7 \cdot 10^4$	$2,4 \cdot 10^{-8}$	0,001
Бактериофаг T4	$1,8 \cdot 10^5$	$1,1 \cdot 10^{-8}$	0,002
<i>Salmonella typhimurium</i>	$3,8 \cdot 10^6$	$2,0 \cdot 10^{-10}$	0,001
<i>Escherichia coli</i>	$3,8 \cdot 10^6$	$4,0 \cdot 10^{-10}$	0,002
<i>Neurospora crassa</i>	$4,5 \cdot 10^7$	$6,2 \cdot 10^{-11}$	0,001
<i>Drosophila melanogaster</i>	$4,0 \cdot 10^3$	$8,4 \cdot 10^{-11}$	0,93



таковой для конечной популяции, однако я не вижу простого способа доказать это.

Из рассуждений Лея с определенностью следует, что в бесполох видах частота мутаций должна быть выше, чем в родственных видах, размножающихся половым путем (при условии, конечно, что различные системы размножения существуют достаточно долго, чтобы эволюционно обрести наиболее выгодную частоту мутаций). К сожалению, мне неизвестны какие бы то ни было данные, подтверждающие или опровергающие это предсказание.

Спонтанную частоту мутаций определить довольно трудно. Некоторые из наиболее надежных оценок приведены в табл. 9. Самой поразительной особенностью этих данных являются постоянство частоты мутаций на геном для микроорганизмов и много большая частота для дрозофилы. Возникает естественный вопрос: можно ли реально сравнивать эти два набора данных? Данные по дрозофиле получены на основе анализа вредных мутаций во второй хромосоме (Mukai et al., 1972); оценка при этом может быть заниженной (поскольку почти безвредные мутации могли ускользнуть от внимания), но вряд ли она будет завышенной.

У микроорганизмов оценка частоты основывается на данных о частоте, с которой конкретные гены мутируют, превращаясь в нефункционирующие аллели, с учетом известного количества ДНК в геноме. Для прокариот, у которых большая часть ДНК приходится на функциональные гены, процедура пересчета частоты мутаций на геном вполне оправдана. Однако возникает вопрос, не слишком ли занижает этот метод оценку общей частоты мутаций из-за того, что мутации, изменяющие функции гена, но не выводящие его из строя, могут ускользать от внимания, тогда как в природе такие мутации могут быть селективно важными. Этот вопрос можно проанализировать, рассматривая терминирующие мутации. На их долю приходится примерно 5% всех мутаций, приводящих к замене оснований, и, по-видимому, все они нарушают функции гена. Для некоторых генов можно оценить долю, которую составляют терминирующие мутации от всех известных генных мутаций, поскольку известны синтезируемые при этом фрагменты белков. Таким способом можно показать, что приве-

денные в таблице оценки хотя, возможно, и занижены, но наверняка не более чем на порядок. Из этого следует, что различные значения, приведенные в таблице, являются по меньшей мере грубой оценкой одной и той же величины, а именно суммарной частоты вредных мутаций на геном.

Дрэйк (Drake, 1974) утверждает, что близость значений частоты мутаций на геном у разных микроорганизмов свидетельствует о существовании некоторого оптимизирующего отбора. Это вполне разумное предположение, хотя трудно себе представить, как такой механизм может действовать. Одна из трудностей состоит в том, что мы не знаем, насколько существенную роль в эволюции прокариот играют рекомбинации. Равным образом трудно объяснить и гораздо более высокую частоту мутаций на геном у дрозофилы. В какой-то степени такая частота просто является отражением большего числа генных репликаций на поколение и большего количества кодирующей ДНК в геноме. Возможно, частота мутаций  $10^{-10}$  на основании близка к минимальной достижимой без чрезмерных затрат на репликацию, однако такая гипотеза — не более чем спекуляция.

Кокс (Cox, 1976) подчеркивает, что для *E. coli* минимальная частота мутаций на основании составляет  $\sim 10^{-10}$  и что известно множество мутаций с частотами порядка  $10^{-5}$  —  $10^{-6}$ . Он считает, что последние значения соответствуют тем, которые можно было бы ожидать исходя просто из значения энергии, связанной с образованием комплементарной пары оснований. Частота мутаций порядка  $10^{-10}$  определяется тщательностью «чтения корректуры» после репликации (т. е. выявления сразу после репликации допущенных ошибок и их исправления). Таким образом, мутации соответствуют упущениям при «чтении корректуры».

Кокс был весьма озадачен тем фактом, что спонтанная частота мутаций столь мала, поскольку давление соответствующего отбора очень невелико. Он предположил, что, поскольку гены, ответственные за репликацию ДНК, тоже реплицируются, это могло привести к эволюционному возникновению очень низкой частоты ошибок вследствие мутационного баланса, без селективных различий. После обмена мнениями доктор Кокс и я сошлись в том, что в его

исходном рассуждении на эту тему допущена неточность. Возможно, он занижил эффективность даже очень слабого отбора, действующего в течение длительного времени.

Как бы то ни было, его статья поднимает вопрос о том, как могла частота мутаций эволюционировать от «термодинамического» значения  $\sim 10^{-6}$  до значения, определяемого тщательностью «чтения корректуры» и составляющего  $\sim 10^{-10}$ . Ясно, что это не могло произойти «за один прием». Как и при эволюции других адаптаций, обязательно должна была существовать последовательность шагов, каждый из которых совершенствовал точность воспроизведения. Следовательно, можно надеяться, что удастся обнаружить гены-мутаторы, вызывающие меньшее понижение точности воспроизведения генетического текста, чем те, что были обнаружены до сих пор.

При частоте ошибок  $10^{-6}$  на репликацию пары оснований верхний предел числа генов в организме должен был бы быть порядка 1000. Такая оценка справедлива лишь в том случае, когда в организме происходят генетические рекомбинации или если большинство ошибок приводит к немедленной гибели организма или почти летальны. Когда большая часть ошибок приводит лишь к слабому снижению приспособленности (до значения  $1 - s$ , где  $s$  мало) и если рекомбинации отсутствуют, то «храповик Меллера» будет действовать, когда число генов превышает приблизительно  $1000/s$ .

Это обстоятельство делает особенно ясной так называемую концепцию «шнуровки ботинок» при происхождении жизни. Если в организме имеют место и рекомбинации, и «чтение корректуры», то эволюционно может возникнуть большой геном. Однако и для того и для другого необходимы ферменты, синтез которых должен детерминироваться генами. Итак, большой геном не может возникнуть у организма без рекомбинаций и правки ошибок, а рекомбинации и правка ошибок невозможны без большого генома. Однако положение дел не столь безнадежно, как кажется. Тысячи генов должно быть вполне достаточно для детерминирования правки генетического текста и рекомбинаций, а оставшихся с избытком хватает для программирования метаболизма. Серьезные трудности могут возникнуть лишь тогда, когда значительная часть мутаций оказывает слабое



вредное действие; в этом случае «храповик Меллера» будет действовать, когда геном еще слишком мал для того, чтобы включить гены, снижающие частоту мутаций.

### Б. МУТАЦИИ И «ПОПУТНЫЙ ТРАНСПОРТ»

Возможно, решающим шагом в понимании эволюции частоты мутаций был эксперимент, а не теория. Эксперимент Кокса и Гибсона (Cox, Gibson, 1974), показавший возможность отбора на ген-мутатор в бесполой популяции бактерий, обсуждался в гл. 7, разд. А. Наиболее существенно то, что ген, обуславливающий появление полезной мутации, фиксируется с помощью мутации, которую он сам «вызвал». Возникает естественный вопрос: может ли такой «попутный транспорт» быть важным фактором эволюции при наличии рекомбинаций?

Развивая мысль о том, что отбор на увеличение частоты мутаций возможен лишь в бесполом популяциях, Лей (Leigh, 1973) задался вопросом, может ли в популяции, размножающейся половым путем, частота гена-мутатора возрастать в силу того, что этот ген тесно сцеплен с некоторой полезной мутацией, и пришел к заключению, что эффект должен быть исчезающе мал. Не исключено, однако, что Лей недооценил эффект, поскольку анализировал процесс в бесконечной популяции. В популяциях, численность которых меньше величины, обратной частоте мутаций на основании (примерно  $< 10^{-10}$ ), новые полезные мутации будут возникать совместно с геном-мутатором, вызывающим их появление (или, точнее, допускающим их появление). Лей безусловно прав, считая, что отбор на высокую частоту мутаций много сильнее в отсутствие рекомбинаций, однако эффект попутного транспорта может быть значительным даже в популяциях, размножающихся половым путем.

В заключение весьма поучительно сравнить соображения, касающиеся эволюции частот рекомбинаций и мутаций. В обоих случаях возможно равновесие между действующим на малых временах отбором в пользу снижения частоты и действующим на больших временах межгрупповым отбором в пользу повышения частоты. В обоих случаях существует возможность того, что отбор по генетическим последствиям, вероятно, всегда снижает частоту, но есть противопо-

ложно направленный отбор, возникающий из-за того, что за снижение частоты мутаций и рекомбинаций необходимо платить (уменьшением скорости репликации в первом случае и нарушениями мейоза — во втором); такая возможность представляется весьма вероятной, если речь идет о частоте мутаций у высших организмов. В обоих случаях ключевым процессом может быть эффект попутного транспорта, когда выгодные мутации или рекомбинации повышают частоту гена, вызвавшего их. Наконец, мы должны всегда помнить, что и мутации, и рекомбинации являются двумя аспектами одного фундаментального процесса репликации и репарации генетического материала.

#### ПРИЛОЖЕНИЕ: ЧАСТОТА МУТАЦИЙ В БЕСКОНЕЧНОЙ БЕСПОЛОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Рассмотрим бесконечную бесполоую гаплоидную популяцию. Внешние условия изменяются таким образом, что через  $n$  поколений аллель, первоначально бывший вредным, становится полезным. Рассмотрим две последовательные мутации:  $a \rightarrow A$  и  $b \rightarrow B$ . Предположим также, что имеется пара аллелей  $M$  и  $m$ , влияющих на частоту мутаций. Частоты мутаций за поколение одинаковы для  $A$  и  $B$  и равны  $u$  при наличии в генотипе аллеля  $M$  и  $u'$  при наличии аллеля  $m$  (результаты не изменятся, если частоты мутаций  $A$  и  $B$  различны, при условии, что отношение  $u : u'$  остается неизменным). Частота вредных мутаций за поколение составляет  $(1 - u)^k = e^{-uk}$  для  $M$  и  $e^{-u'k}$  для  $m$ , где  $k$  — большое число (грубо говоря, число мутационных сайтов в геноме).

В поколении  $t = 0$  аллель  $A$  становится полезным. Поскольку популяция бесконечна, генотипы  $AM$  и  $Am$  уже находятся в состоянии мутационного равновесия. Если  $p$  — частота  $M$  в популяции в целом, то

$$\frac{\text{Частота } AM}{\text{Частота } Am} = \frac{pu}{(1 - p)u'}.$$

Через  $n$  поколений полезным становится аллель  $B$ . В этом случае

$$\frac{\text{Частота } AM}{\text{Частота } Am} = \frac{pue^{-ukn}}{(1-p)u'e^{-u'kn}} = \frac{P}{1-P},$$

где  $P$  — частота  $AM$  в  $A$ -подпопуляции. Начиная с этого момента частота  $B$  начинает увеличиваться, но, поскольку популяция бесполоая, нас будут интересовать только те  $B$ -мутанты, которые находятся в  $A$ -подпопуляции:

$$\frac{\text{Частота } ABM}{\text{Частота } ABm} = \frac{Pu}{(1-P)u'},$$

и начинается новый цикл из  $n$  поколений, на протяжении которого частота  $M$  меняется от  $p$  до  $P$ .

Частота аллеля  $M$ , максимизирующего величину  $ue^{-ukn}$ , будет увеличиваться относительно частоты любого другого аллеля. Следовательно,

$$d(ue^{-ukn})/du = e^{-ukn} - kune^{-ukn} = 0,$$

или  $ku = 1/n$

Теперь частота мутаций на геном  $M = ku$ , а частота аллельных замен  $E = 1/n$ . Итак, для этой модели

$$M = E.$$

Этот результат был получен Леем (Leigh, 1970) для бесполой популяции. Он совпадает с оптимальной частотой мутаций, полученной Кимурой (Kimura, 1967) из соображений минимизации суммарного генетического груза, ожидаемой в качестве результата действия межгруппового отбора. Этого соответствия и следовало ожидать, так как отбор в бесполой популяциях — это фактически межклональный отбор.



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abdullah N. F., Charlesworth B. (1974). Selection for reduced crossing over in *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, **76**, 447-451.
- Acton A. B. (1961). An unsuccessful attempt to reduce recombination by selection, *Am. Natur.*, **95**, 119-120.
- Adams M. S., Neel J. V. (1967). Children of incest, *Pediatrics*, **40**, 55-62.
- Alexander R. D. (1977a). Natural selection and the analysis of human sociality. In: *Changing Scenes in Natural Sciences* (Goulden C. E., ed.), Philadelphia Academy of Natural Sciences.
- Alexander R. D. (1977b). Evolution, human behaviour and determinism. Proceedings of the 1976 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association, Vol. 2.
- Alexander R. D., Sherman P. W. (1977). Local mate competition and parental investment in social insects, *Science*, **196**, 494-500.
- Allard R. W. (1963). Evidence for genetic restriction of recombination in the lima bean, *Genetics*, **48**, 1389-1395.
- Allard R. W., Kahler A. L., Clegg M. T. (1977). Estimation of mating cycle components of selection in plants. In: *Measuring Selection in Natural Populations* (F. B. Christiansen and T. M. Fenchel, eds.), pp. 1-19, Berlin, Springer-Verlag.
- Amadon D. (1959). The significance of sexual difference in size among birds, *Proc. Am. Phil. Soc.*, **103**, 531-536.
- Assem J. Van den (1971). Some experiments of sex ratio and sex regulation in the Pteromalid *Lariophagus distinguendus*, *Neth. JI Zool.*, **21**, 373-402.
- Babcock E. B., Stebbins G. L. (1938). The American species of *Crepis*: their relationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis Carnegie Institute, Washington, Publ. No., 504.
- Bacci G. (1965). *Sex Determination*, London, Pergamon Press.
- Baker H. G. (1955). Self-compatibility and establishment after "longdistance" dispersal, *Evolution*, **9**, 347-348.
- Baker H. G. (1959). Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants, *Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol.*, **24**, 177-191.
- Baker H. G. (1967). Support for Baker's law as a rule, *Evolution*, **21**, 853-856.
- Banta A. M. (1925). A thelytokous race of *Cladocera* in which pseudosexual reproduction occurs, *Z. indukt. Abstamm. Vererbungsl.*, **40**, 28-41.
- Bar-Anon R., Robertson A. (1975). Variation in sex ratio between progeny groups in dairy cattle, *Theoret. app. Genet.*, **46**, 63-65.
- Basrur V. R., Rothfels K. H. (1959). Triploidy in natural populations of the black fly *Crepia mutata* (Mallock), *Can. JI Zool.*, **37**, 571-589.
- Bateman A. J. (1948). Intersexual selection in *Drosophila*, *Heredity*, **2**, 349-368.
- Bawa K. S., Opler P. A. (1975). Dioecism in tropical forest trees, *Evolution*, **29**, 167-179.
- Bell G. (1978). The evolution of anisogamy, *J. theoret. Biol.*

- Bellrose F. C., Scott T. G., Hawkins A. S., Low J. B. (1961). Sex ratios and age ratios in North American Ducks, Bull. Ill. nat. Hist. Surv., **27**, 391-474.
- Bengtsson B. O. (1978). Avoid inbreeding: at what cost? J. theoret. Biol. (в печати).
- Bergerard J. (1962). Parthenogenesis in the Phasmidae, Endeavour, **21**, 137-143.
- Birky C. W., Gilbert J. J. (1971). Parthenogenesis in rotifers: the control of sexual and asexual reproduction, Am. Zool., **11**, 245-266.
- Bodmer W. F. (1970). The evolutionary significance of recombination in prokaryotes, Symp. Soc. gen. Microbiol., **20**, 279-294.
- Bodmer W. F., Felsenstein J. (1967). Linkage and selection: theoretical analysis of the deterministic two locus random mating model, Genetics, **57**, 237-265.
- Breder C. M., Rosen D. E. (1966). Modes of Reproduction in Fishes, New York, Natural History Press.
- Brues A. M. (1964). The cost of evolution vs. the cost of not evolving, Evolution, **18**, 379-383.
- Bruning D. F. (1973). The greater thea chick and egg delivery route, Nat. Hist., **82**, 68-75.
- Bulmer M. G. (1973). Inbreeding in the great tit, Heredity, **30**, 313-325.
- Carlquist S. (1965). Island Life, New York, Natural History Press.
- Carlquist S. (1966). The biota of long distance dispersal, IV. Genetic systems in the flora of oceanic islands, Evolution, **20**, 433-455.
- Carson H. L. (1967). Selection for parthenogenesis in *Drosophila mercatorium*, Genetics, **55**, 157-171.
- Catcheside D. G. (1968). The control of recombination in *Neurospora crassa*. In: Replication and Recombination of Genetic Material (W. J. Peacock and R. D. Brock, eds.), pp. 216-226, Canberra, Australian Academy of Science.
- Catcheside D. G. (1975). Occurrence in wild strains of *N. crassa* of genes controlling recombination, Aust. J. biol. Sci., **28**, 213-225.
- Charlesworth B. (1976). Recombination modification in a fluctuating environment, Genetics, 181-195.
- Charlesworth B. (1977). Population genetics, demography and the sex ratio. In: Measuring Selection in Natural Populations (F. B. Christiansen and T. M. Fenchel, eds.), pp. 345-363, Berlin, Springer-Verlag.
- Charlesworth B., Charlesworth D. (1973). Selection of new inversions in multi-locus genetic systems, Genet. Res., Camb., **23**, 167-183.
- Charlesworth B., Charlesworth D. (1976a). An experiment on recombination load in *Drosophila melanogaster*, Genet. Res., Camb., **25**, 267-274.
- Charlesworth D., Charlesworth B. (1976b). Theoretical genetics of Batesian mimicry, II. Evolution of supergenes, J. theoret. Biol., **55**, 305-324.
- Charlesworth D., Charlesworth B., Strobeck C. (1977). Effects of selfing on selection for recombination, Genetics, **86**, 213-226.
- Charnov E. L. (1978a). The genetical evolution of patterns of sexuality, I. Darwinian fitness, Am. Natur. (в печати).
- Charnov E. L. (1978b). Sex ratio selection in eusocial Hymenoptera, Am. Natur. (в печати).
- Charnov E. L., Bull J. (1977). When is sex environmentally determined? Nature, Lond., **266**, 828-830.
- Charnov E. L., Maynard Smith J., Bull J. J. (1976). Why be an hermaphrodite? Nature, Lond., **263**, 125-126.
- Chewyrev I. (1913). Le rôle des femelles dans la détermination du sexe de leur

- descendance dans le groupe des Ichneumonides. C.r. Séanc. Soc. Biol., **74**, 695.
- Chinnici J. P. (1971a). Modification of recombination frequency in *Drosophila*. I. Selection for increased decreased crossing over, Genetics, **69**, 71-83.
- Chinnici J. P. (1971b). Modification of recombination frequency in *Drosophila*. II. The polygenic control of crossing over, Genetics, **69**, 85-96.
- Christensen B. (1961). Studies on cytotaxonomy and reproduction in the Enchytraeidae. With notes on parthenogenesis and polyploidy in the animal kingdom, Hereditas, **47**, 387-450.
- Clarke B. (1972). Density-dependent selection, Am. Natur., **106**, 1-13.
- Clarke C. A., Sheppard P. M. (1971). Further studies on the genetics of the mimetic butterfly *Papilio memnon* L, Phil. Trans. R. Soc., B, **263**, 35-70.
- Clayton G. A., Robertson A. (1957). An experimental check on quantitative genetical theory. II. The long-term effects of selection, J. Genet., **55**, 152-170.
- Clutton-Brock T. H., Harvey P. H. (1977). Primate ecology and social organisation, J. Zool., **183**, 1-39.
- Cox E. C. (1976). Bacterial mutator genes and the control of spontaneous mutation, A. Rev. Genet., **10**, 135-156.
- Cox E. C., Gibson T. C. (1974). Selection for high mutation rates in chemostats, Genetics, **77**, 169-184.
- Crosby J. L. (1949). Selection of an unfavourable gene complex, Evolution, **3**, 212-230.
- Crow J. F., Kimura M. (1965). Evolution in sexual and asexual populations, Am. Natur., **99**, 439-450.
- Crow J. F., Kimura M. (1970). An Introduction to Population Genetics Theory, New York, Harper and Row.
- Cuellar O. (1971). Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard, *Cnemidophorus uniparens*, J. Morphol., **133**, 139-165.
- Cuellar O. (1974). The origin of parthenogenesis in vertebrates; the cytogenetic factors, Am. Natur., **108**, 625-648.
- Cuellar O. (1976). Intraclonal histocompatibility in a parthenogenetic lizard: evidence of genetic homogeneity, Science, **193**, 150-153.
- Darlington C. D. (1939). The Evolution of Genetic Systems, Cambridge University Press.
- Darwin C. (1871). The Descent of Man and Selection in Relation to Sex, Loödon, John Murray.
- Darwin C. (1876). The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom, second edition, pp. 414-415, London, John Murray.
- Darwin C. (1877). The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species, London, John Murray.
- Davis G. W. F., O'Donald P. (1976). Sexual selection for a handicap: a critical analysis of Zahavi's model, J. theoret. Biol., **57**, 345-354.
- Dawkins R. (1976). The Selfish Gene, Oxford University Press.
- Dawkins R., Carlisle T. R. (1976). Parental investment, mate desertion and a fallacy, Nature, Lond., **262**, 131-133.
- Detlefsen J. A., Roberts E. (1921). Studies on crossing over, I. The effect of selection on crossover values, J. exptl. Zool., **32**, 333-354.
- Dewees A. A. (1970). Two-way selection for recombination rates in *Tribolium castaneum* (Abstract), Genetics, **64**, 516-517.
- Dobzhansky Th. (1937). Genetics and the Origin of Species, Columbia University Press.



- Drake J. W. (1974). The role of mutation in bacterial evolution, Symp. Soc. gen. Microbiol., **24**, 41-58.
- Drickamer L. C., Vessey S. H. (1973). Group changing in free-ranging male rhesus monkeys, Primates, **14**, 359-368.
- Edwards A. W. F. (1962). Genetics and the human sex ratio. Adv. Genet., **11**, 239-272.
- Edwards A. W. F. (1966). Sex ratio data analysed independently of family limitation, Ann. Hum. Genet., Lond., **29**, 337-347.
- Edwards A. W. F. (1970). The search for genetic variability of the sex ratio, J. biosoc. Sci., Suppl., **2**, 55-60.
- Ehrman L. (1972). Genetics and sexual selection. In: Sexual Selection and the Descent of Man (B. Campbell, ed.), pp. 105-135, Chicago, Aldine.
- Emerson A. E. (1960). The evolution of adaptation in population systems. In: Evolution after Darwin, vol. 1, The Evolution of Life (S. Tax, ed.), pp. 307-348, University of Chicago Press.
- Ernst A. (1936). Heterostélie-forschung Versuche zur genetischen Analyse eines Organisations und "Anpassungs" merkmals, Z. indukt. Abstamm. Vererbungsl., **71**, 156-230.
- Eshel I., Feldman M. W. (1970). On the evolutionary effect of recombination, Theoret. Pop. Biol., **1**, 88-100.
- Falconer D. S. (1954). Selection of sex ratio in mice and *Drosophila*, Am. Natur., **88**, 385-397.
- Falconer D. S. (1960). Introduction to Quantitative Genetics, Edinburgh, Oliver and Boyd.
- Feldman M. W., Franklin I., Thomson G. (1974). Selection in complex genetic systems, I. The symmetric equilibria of the three locus symmetric viability model, Genetics, **76**, 135-162.
- Felsenstein J. (1971). On the biological significance of the cost of gene substitution, Am. Natur., **105**, 1-11.
- Felsenstein J. (1974). The evolutionary advantage of recombination, Genetics, **78**, 737-756.
- Felsenstein J., Yokoyama S. (1976). The evolutionary advantage of recombination, II. Individual selection for recombination, Genetics, **83**, 845-859.
- Fisher R. A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection, Oxford University Press.
- Frame L. H., Frame G. W. (1976). Female African wild dogs emigrate, Nature, Lond., **263**, 227-229.
- Franklin I., Lewontin R. C. (1970). Is the gene the unit of selection? Genetics, **65**, 707-734.
- Freeman D. C., Klimoff L. G., Harper K. T. (1976). Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants, Science, **193**, 587-599.
- Frith H. J. (1962). The Mallee-Fowl, Sydney, Angus and Robertson.
- Ghiselin M. T. (1969). The evolution of hermaphroditism among animals, Q. Rev. Biol., **44**, 189-208.
- Ghiselin M. T. (1974). The Economy of Nature and the Evolution of Sex, University of California Press.
- Gilbert J. L. (1974). Dormancy in rotifers, Trans. Am. Micros. Soc., **93**, 490-513.
- Gilpin M. E. (1975). Group Selection in Predator-Prey Communities, Princeton University Press.
- Glesener R. R., Tilman D. (1978). Sexuality and the component of environmental uncertainty, Am. Natur., (в печати).

- Godley E. J. (1955). Monoecy and incompatibility, *Nature*, Lond., **176**, 1176-1177.
- Grant V. (1958). The regulation of recombination in plants, Cold Spring Harbour Symp. quant. Biol., **23**, 337-363.
- Greene P. J. (1978). Promiscuity, paternity and culture, *Am. Ethnol.*, (в печати).
- Greenwood P. J., Harvey P. H. (1976). The adaptive significance of variation in breeding area fidelity of the blackbird (*Turdus merula* L.), *J. Anim. Ecol.*, **45**, 887-898.
- Greenwood P. J., Harvey P. H. (1977). Feeding strategies and dispersal of territorial passerines: a comparative study of the blackbird, *Turdus merula*, and the greenfinch, *Carduelis chloris*, *Ibis* **119**, 528-531.
- Haas R. (1976). Sexual selection in *Notobranchius guentheri* (Pisces: Cyprinodontidae), *Evolution*, **30**, 614-622.
- Haldane J. B. S. (1957). The cost of natural selection, *J. Genet.*, **55**, 511-524.
- Hamilton W. D. (1964). The genetical theory of social behaviour. I and II, *J. theoret. Biol.*, **7**, 1-16, 17-32.
- Hamilton W. D. (1967). Extraordinary sex ratios, *Science*, **156**, 477-488.
- Harcourt A. H., Stewart K. S., Fossey D. (1976). Male emigration and female transfer in the mountain gorilla, *Nature*, Lond., **263**, 226-227.
- Harper J. L., Lovell P. H., Moore K. G. (1970). The shapes and sizes of seeds, *A. Rev. ecol. Syst.*, **1**, 327-356.
- Haskins C. P., Haskins E. F., McLaughlin J. J. A., Hewitt R. E. (1961). Polymorphism and population structure in *Iebistes reticulatus*, an ecological study. In: *Vertebrate Speciation* (W. F. Blair, ed.), University of Texas Press.
- Hebert P. D. N. (1974). Enzyme variability in natural populations of *Daphnia magna*. II. Genotypic frequencies in intermittent population, *Genetics*, **77**, 323-334. III. Genotypic frequencies in intermittent populations, *Ibid*, 335-344.
- Hickey W. A., Craig G. P. (1966). Genetic distortion of sex ratio in a mosquito, *Aedes aegypti*, *Genetics*, **53**, 1177-1196.
- Hill J. L. (1974). Peromyscis: effect of early pairing on reproduction, *Science*, **186**, 1042-1044.
- Hill W. G., Robertson A. (1966). The effect of linkage on limits to artificial selection, *Genet. Res.*, Camb., **8**, 269-294.
- Hollingsworth M. J., Maynard Smith J. (1955). The effects of inbreeding on rate of development and on fertility in *Drosophila subobscura*, *J. Genet.*, **53**, 295-314.
- Howe H. F. (1977). Sex ratio adjustment in the common grackle, *Science*, **198**, 744-746.
- Hutchinson G. E. (1967). *A Treatise on Limnology*, New York, Wiley.
- Jenni D. A. (1974). Evolution of polyandry in birds, *Am. Zool.*, **14**, 129-144.
- Jenni D. A., Collier G. (1972). Polyandry in the American jacana (*Jacana spinosa*), *Auk*, **89**, 743-765.
- Jinks J. L., Mather K. (1955). Stability in development of heterozygotes and homozygotes, *Proc. R. Soc. B*, **143**, 561-578.
- Karlin S. (1973). In: *The Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Populations* (M. S. Bartlett and R. W. Hiorns, eds.), Academic Press, London.
- Karlin S., Feldman M. W. (1970). Linkage and selection: two locus symmetric viability models, *Theoret. Pop. Biol.*, **1**, 39-71.
- Karlin S., McGregor J. (1972). Polymorphisms for genetic and ecological systems with weak coupling, *Theoret. Pop. Biol.*, **3**, 210-238.
- Kear J. (1970). The adaptive radiation of parental care in waterfowl. In: *Social Behaviour in Birds and Mammals* (J. H. Crook ed.), pp. 357-392, London, Academic Press.

- Kerfoot W. C. (1974). Egg-size cycle of a cladocera, *Ecology*, **55**, 1259-1270.
- Kidwell M. G. (1972a). Genetic changes of recombination value in *Drosophila melanogaster*. I. Artificial selection for high and low recombination and some properties of recombination-modifying genes, *Genetics*, **70**, 419-432.
- Kidwell M. G. (1972b). Genetic changes of recombination value in *Drosophila melanogaster*. II. Simulated natural selection, *Genetics*, **70**, 433-443.
- Kimura M. (1956). A model of a genetic system which tends to closer linkage by natural selection, *Evolution*, **10**, 278-287.
- Kimura M. (1960). Optimum mutation rate and degree of dominance as determined by the principle of minimum genetic load, *J. Genet.* **57**, 21-34.
- Kimura M. (1967). On the evolutionary adjustment of spontaneous mutation rates, *Genet. Res.*, **9**, 23-34.
- Kimura M. (1968). Evolutionary rate at the molecular level, *Nature, Lond.* **217**, 624-626.
- Kimura M., Ohta T. (1971). *Theoretical Aspects of Population Genetics*, Princeton University Press.
- King J. L. (1967). Continuously distributed factors affecting fitness, *Genetics*, **55**, 483-492.
- Knowlton N. (1974). A note on the evolution of gamete dimorphism, *J. theoret. Biol.*, **46**, 283-285.
- Knox P. B. (1967). Apomixis: seasonal and population differences in a grass, *Science*, **157**, 325-326.
- Lack D. (1968). *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*, London, Methuen.
- Langley C. H. (1977). Nonrandom associations between allozymes in natural populations of *Drosophila melanogaster*. In: *Measuring Selection in Natural Populations* (F. B. Christiansen and T. M. Fenchel, eds.), pp. 265-273, Berlin, Springer-Verlag.
- Leih E. G. (1970). Natural selection and mutability, *Am. Natur.*, **104**, 301-305.
- Leigh E. G. (1973). The evolution of mutation rates, *Genetics, Suppl.*, **73**, 1-18.
- Lerner I. M. (1954). *Genetic Homeostasis*, Edinburgh, Oliver and Boyd.
- Levene H. (1953). Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available, *Am. Natur.*, **87**, 131-133.
- Levin D. A. (1975). Pest pressure and recombination systems in plants, *Am. Natur.*, **109**, 437-411.
- Levins R. (1968). *Evolution in Changing Environments*, Princeton University Press.
- Levi-Strauss C. (1968). *Structural Anthropology*, English edition, London, Allen Lane.
- Lewis D. (1941). Male sterility in natural populations of hermaphrodite plants, *New Phytol.*, **40**, 56-63.
- Lewis K. R., John B. (1963). *Chromosome Marker*, London, Churchill.
- Lewontin R. C. (1971). The effect of genetic linkage on the mean fitness of a population, *Proc. natn. Acad. Sci. USA*, **68**, 984-986.
- Lewontin R. C. (1974). *The Genetic Basis of Evolutionary Change*, Columbia University Press.
- Lewontin R. C., Hubby J. L. (1966). A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*, *Genetics*, **54**, 595-609.
- Lewontin R. C., Kojima K. (1960). The evolutionary dynamics of complex polymorphisms, *Evolution*, **14**, 458-472.



- Lokki J., Suomalainen E., Saura A., Lankinen P. (1975). Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. II. Diploid and polyploid *Solenobia triquetrella* (Lepidoptera: Psychidae), *Genetics*, **79**, 513-525.
- MacArthur R. H. (1965). Ecological consequences of natural selection. In: Theoretical and Mathematical Biology (T. Waterman and H. Morowitz, eds.), pp. 388-397, Blaisdell, New York.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. (1967). Island Biogeography, Princeton University Press.
- Marshall D. R., Allard R. W. (1970). Maintenance of isozyme polymorphism in natural populations of *Avena sativa*, *Genetics*, **66**, 393-399.
- Maslin P. T. (1971). Parthenogenesis in reptiles, *Am. Zool.*, **11**, 361-380.
- Mather K. (1943). Polygenic inheritance and natural selection, *Biol. Rev.*, **18**, 32-64.
- Mather K., Harrison B. S. (1949). The manifold effect of selection, *Heredity*, **3**, 1-52.
- Maynard Smith J. (1956). Fertility, mating behaviour and sexual selection in *Drosophila subobscura*, *J. Genet.*, **54**, 261-279.
- Maynard Smith J. (1962). Disruptive selection, polymorphism and sympatric speciation, *Nature, Lond.*, **195**, 60-62.
- Maynard Smith J. (1968a). Evolution in sexual and asexual populations, *Am. Natur.*, **102**, 469-473.
- Maynard Smith J. (1968b). "Haldane's dilemma" and the rate of evolution, *Nature, Lond.*, **219**, 1114-1116.
- Maynard Smith J. (1971a). What use is sex? *J. theoret. Biol.*, **30**, 319-335.
- Maynard Smith J. (1971b). The origin and maintenance of sex. In: Group Selection (G. C. Williams, ed.), pp. 163-175, Chicago, Aldine-Atherton.
- Maynard Smith J. (1974). Recombination and the rate of evolution, *Genetics*, **78**, 299-304.
- Maynard Smith J. (1976a). A comment on the Red Queen, *Am. Natur.*, **110**, 325-330.
- Maynard Smith J. (1976b). What determines the rate of evolution? *Am. Natur.*, **110**, 331-338.
- Maynard Smith J. (1976c). Group selection, *Q. Rev. Biol.*, **51**, 277-283.
- Maynard Smith J. (1976d). Sexual selection and the handicap principle, *J. theoret. Biol.*, **57**, 239-242.
- Maynard Smith J. (1976e). Evolution and the theory of games, *Am. Scient.*, **64**, 41-45.
- Maynard Smith J. (1976f). A short term advantage for sex and recombination through sib-competition, *J. theoret. Biol.*, **63**, 245-258.
- Maynard Smith J. (1977a). Parental investment—a prospective analysis, *Anim. Behav.*, **25**, 1-9.
- Maynard Smith J. (1977b). The sex habit in plants and animals. In: Measuring Selection in Natural Populations (F. B. Christiansen and T. M. Fenchel, eds.), pp. 265-273, Berlin, Springer-Verlag.
- Maynard Smith J., Haigh J. (1974). The hitch-hiking effect of a favourable gene, *Genet. Res., Camb.*, **23**, 23-35.
- Maynard Smith J., Price G. R. (1973). The logic of animal conflict, *Nature, Lond.*, **246**, 15-18.
- McAlister W. H. (1972). Variation in *Rana pipiens* in Texas, *Am. Midl. Natur.*, **67**, 334-363.
- Milkman R. D. (1967). Heterosis as a major cause of heterozygosity in nature, *Genetics*, **55**, 493-495.

- Mockford E. L. (1971). Parthenogenesis in psocids (Insecta: Psoceptera), *Am. Zool.*, **11**, 327-339.
- Moore W. S. (1976). Components of fitness in the unisexual fish *Poeciliopsis monacha-occidentalis*, *Evolution*, **30**, 564-578.
- Moran P. A. P. (1962). *The Statistical Processes of Evolutionary Theory*, Oxford University Press.
- Mukai T., Chigusa S. T., Mettler L. E., Crow L. F. (1972). Mutation rate and dominance of genes affecting viability in *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, **72**, 335-355.
- Mukai T., Yamaguchi O. (1974). The genetic structure of natural populations of *Drosophila melanogaster*, XI. Genetic variability in a local population, *Genetics*, **76**, 339-366.
- Muller H. J. (1932). Some genetic aspects of sex, *Am. Natur.*, **66**, 118-138.
- Muller H. J. (1964). The relation of recombination to mutational advance, *Mutat. Res.*, **1**, 2-9.
- Muntzing A. (1958). The balance between sexual and apomictic reproduction in some hybrids of *Potentilla*, *Hereditas*, **44**, 145-160.
- Murray J. (1964). Multiple mating and effective population size in *Cepaea nemoralis*, *Evolution*, **18**, 283-291.
- Murray J. (1975). The genetics of the Mollusca. In: *Handbook of Genetics*, vol. 3 (R. C. King, ed.), New York, Plenum.
- Neaves W. B. (1969). Adenosine deaminase phenotypes among sexual and parthenogenetic lizards in the genus *Cnemidophorus* (Teiidae), *J. exptl. Zool.*, **171**, 175-184.
- Nei M. (1967). Modification of linkage intensity by natural selection, *Genetics*, **57**, 625-641.
- Newton I., Marquiss M. (1978). Sex ratio among nestlings of the European sparrowhawk, *Am. Natur.* (в печати).
- Nikolskii G. V. (1969). *Fish Population Dynamics*, Edinburgh, Oliver and Boyd.
- Novitski E., Kimball A. W. (1958). Birth order, parental ages and sex of offspring, *Am. J. hum. Genet.*, **21**, 123-131.
- Nur U. (1971). Parthenogenesis in ciccids (Homoptera), *Am. Zool.*, **11**, 301-308.
- O'Donald P. (1962). The theory of sexual selection, *Heredity*, **17**, 541-552.
- O'Donald P. (1976). Mating preferences and their genetic effects in models of sexual selection for colour phases of the Arctic Skua. In: *Population Genetics and Ecology* (S. Karlin and E. Novo, eds.), pp. 411-430, New York, Academic Press.
- Olsen M. W. (1965). Twelve year summary of selection for parthenogenesis in the Beltsville small white turkey, *Br. Poultry Sci.*, **6**, 1-6.
- Orians G. H. (1969). On the evolution of mating systems in birds and mammals, *Am. Natur.*, **103**, 589-603.
- Packer C. (1975). Male transfer in olive baboons, *Nature, Lond.*, **255**, 219-220.
- Parker E. D., Selander R. K. (1976). The organization of genetic diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus tessellatus*, *Genetics*, **84**, 791-805.
- Parker G. A. (1974). Courtship persistence and female guarding as male time investment strategies, *Behavior*, **48**, 157-184.
- Parker G. A. (1978). Selection on non-random fusion of gametes during the evolution of anisogamy, *J. theoret. Biol.* (в печати).
- Parker G. A., Baker R. R., Smith V. G. F. (1972). The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon, *J. theoret. Biol.*, **36**, 529-553.

- Pijnacker L. P. (1967). Oogenesis in the parthenogenetic stick insect *Sipyroidae sipyilus* Westwood (Orthoptera, Phasmidae), *Cenetica*, **38**, 504-515.
- Pijnacker L. P. (1969). Automictic parthenogenesis in the stick insect *Bacillus rossius* Rossi (Chelentoptera, Phasmidae), *Genetica*, **40**, 393-399.
- Pimentel R. A. (1959). Positive embryo-maternal size correlation in the northern alligator lizard, *Gerrhonotus caeruleus* principles, *Herpetologica*, **15**, 6-8.
- Poulsen D. F., Sakaguki B. (1961). Nature of sex ratio agent in *Drosophila*, *Science*, **133**, 1489-1490.
- Preston F. W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity, I and II, *Ecology*, **43**, 185-214; 410-432.
- Pusey A. E. (1977). Intercommunity transfer of chimpanzees in Combe National Park. In: Perspectives on Human Evolution, vol. 5, Great Apes (D. A. Hamburg, ed.), London and New York, Benjamin (в печати).
- Ralls K. (1976). Mammals in which females are larger than males, *Q. Rev. Biol.*, **51**, 245-276.
- Rees H. (1956). Heterosis in chromosome behaviour, *Proc. R. Soc., B*, **144**, 150-159.
- Rensch B. (1960). *Evolution Above the Species Level*, Columbia University Press.
- Richards A. J. (1973). The origin of *Taraxacum* agamo-species, *Bot. J. Linn. Soc.*, **66**, 189-211.
- Robertson J. G. (1966). The chromosomes of bisexual and parthenogenetic species of *Calligrapha* (Coleoptera: Chrysomelidae) with notes on sex ratio, abundance and egg number, *Can. J. genet. Cytol.*, **8**, 695-732.
- Rutten-Kolisko A. (1946). Über das Auftreten unbefruchteter Dauereier bei *Anuraea aculeata* (*Keratella quadreta*), *Öst. zool. Z.*, **1**, 179-191.
- Schull W. J., Neel J. V. (1965). *The Effects of Inbreeding on Japanese Children*, New York, Harper and Row.
- Schultz R. J. (1969). Hybridization, unisexuality and polyploidy in the teleost, *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other vertebrates, *Am. Natur.*, **103**, 605-619.
- Schultz R. J. (1973). Unisexual fish: laboratory synthesis of a "species", *Science*, **179**, 180-181.
- Scudo F. M. (1964). Sex population genetics, *Ric. Sci.*, **34**, 93-146.
- Seiler J. (1963). Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* F. R. (Lepidoptera Phycidae), *Z. Vererb. Lehre*, **94**, 29-66.
- Selander R. K. (1972). Sexual selection and dimorphism in birds, *Sexual Selection and the Descent of Man* (B. Campbell, ed.), pp. 180-230, Chicago, Aldine.
- Selander R. K., Kaufman D. W. (1973). Self-fertilization and genetic population structure in a colonizing land snail, *Proc. natn. Acad. Sci. USA*, **70**, 1186-1190.
- Shaw D. D. (1971). Genetic and environmental components of chiasma control. I. Spatial and temporal variation in *Schistocerca* and *Stethophyma*, *Chromosoma*, **34**, 281-301.
- Shaw D. D. (1972). Genetic and environmental components of chiasma control. II. The response to selection in *Schistocerca*, *Chromosoma*, **37**, 297-308.
- Shaw D. D. (1974). Genetic and environmental components of chiasma control. III. Genetic analysis of chiasma frequency variation in two selected lines of *Schistocerca gregaria* Forsk., *Chromosoma*, **46**, 365-374.
- Shepherd J. (1971). Mate selection among second generation kibbutz adolescents and adults: incest avoidance and negative imprinting, *Arch. sex. Behav.*, **1**, 293-307.



- Slatkin M. (1975). Gene flow and selection in a two-locus system, *Genetics*, **81**, 787-802.
- Snyder R. L. (1976). *The Biology of Population Growth*, London, Croom Helm.
- Stebbins G. L. (1950). *Variation and Evolution in Plants*, Columbia University Press.
- Stebbins G. L. (1971). *Chromosomal Evolution in Higher Plants*, Loödon, Edward Arnold.
- Street H. E. (1974). *Tissue Culture and Plant Science*, New York, Academic Press.
- Strobeck C. (1975). Selection in a fine-grained environment, *Am. Natur.*, **109**, 419-325.
- Strobeck C., Maynard Smith J., Charlesworth B. (1976). The effects of hitchhiking on a gene for recombination, *Genetics*, **82**, 547-558.
- Suomalainen E. (1950). Parthenogenesis in animals, *Adv. Genet.*, **3**, 199-253.
- Suomalainen E., Saura A. (1973). Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. I. Polyploid Circulionidae, *Genetics*, **74**, 489-508.
- Sved J. A. (1968). Possible rates of gene substitution in evolution, *Am. Natur.*, **102**, 283-293.
- Sved J. A., Reed T. E., Rodmer W. F. (1967). The number of balanced polymorphisms that can be maintained in a natural population, *Cenetics*, **55**, 469-481.
- Talmon Y. (1964). Mate selection in collective settlements, *Am. sociol. Rev.*, **29**, 491-508.
- Teitelbaum M. S. (1972). Factors associated with the sex ratio in human populations. In: *The Structure of Human Populations* (G. A. Harrison and A. J. Boyce, eds.), pp. 90-109, Oxford University Press.
- Thomson G. (1977). The effect of a selected locus on linked neural loci, *Genetics*, **85**, 753-788.
- Thomson G., Bodmer W. F., Bodmer J. (1976). The HL-A system as a model for studying the interaction between selection, migration and linkage. In: *Population Genetics and Ecology* (S. Karlin and E. Nevo, eds.), pp. 465-498, New York, Academic Press.
- Tomlinson J. (1966). The advantage of hermaphroditism and parthenogenesis, *J. theoret. Biol.*, **11**, 54-58.
- Trivers R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In: *Sexual Selection and the Descent of Man* (Campbell B., ed.), pp. 136-179, Chicago, Aldine.
- Trivers R. L. (1974). Parent-offspring conflict, *Am. Zool.*, **14**, 249-265.
- Trivers R. L. (1976). Sexual selection and resource—accruing abilities in *Anolis garmani*, *Evolution*, **30**, 253-269.
- Trivers R. L., Hare H. (1976). Haplodiploidy and the evolution of the social insects, *Science*, **191**, 249-263.
- Trivers R. L., Willard D. E. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring, *Science*, **179**, 90-92.
- Turner J. R. (1967). Why does the genome not congeal? *Evolution*, **21**, 645-656.
- Uzell T. M., Goldblatt S. M. (1967). Serum proteins of salamanders of the *Ambystoma jeffersonianum* complex and the origin of triploid species of this group, *Evolution*, **21**, 345-354.
- Van Valen L. (1973). A new evolutionary law, *Evol. Theory*, **1**, 1-30.
- Vanzolini P. E. (1970). Unisexual *Cnemidophorus lemniscatus* in the Amazonas valles: a preliminary note (Sautia, Teiidae), *Pap. avulsos Dep. Zool.*, Sao Paulo, **23**, 63-68.
- Verner J., Willson M. F. (1966). The influence of habitats on mating systems. of North American birds, *Ecology*, **47**, 143-147.

- Verner J., Willson M. F. (1969). Mating systems, sexual dimorphism and the role of male North American Passerine birds, *Ornithol. Monogr.*, **9**, 1-76.
- Von Neumann J., Morgenstern O. (1953). *Theory of Games and Economic Behaviour*, Princeton University Press.
- Wagoner D. E., McDonald I. C., Childress D. (1974). The present status of genetic control mechanisms in the house fly, *Musca domestica* L. In: *The Use of Genetics in Insect Control* (R. Pal and M. J. Whitten, eds.), pp. 183-197, Amsterdam, Elsevier.
- Wallace B. (1968). Polymorphism, population size and genetic load. In: *Population Biology and Evolution* (Lewontin R. C., ed.), pp. 87-108, Syracuse University Press.
- Weir J. A. (1953). Association of blood-pH with sex ratio in mice, *J. Hered.*, **44**, 133-138.
- Weir J. A. (1962). Hereditary and environmental influences on the sex ratio of PHH and PHL mice, *Genetics*, **47**, 881-897.
- Weir J. A., Clark R. D. (1955). Production of high and low blood-pH lines of mice by selection with inbreeding, *J. Hered.*, **46**, 125-132.
- Werner P. A., Plait W. J. (1976). Ecological relationships of co-occurring goldenrods (*Solidago*: *Compositae*), *Am. Natur.*, **110**, 959-971.
- Westergaard M. (1958). The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants, *Adv. Genet.*, **9**, 217-281.
- White M. J. D. (1966). Further studies on the cytology and distribution of the Australian parthenogenetic grasshopper, *Moraba virgo*, *Revue suisse Zool.*, **73**, 383-398.
- White M. J. D. (1973). *Animal Cytology and Evolution*, 3rd edition, Cambridge University Press.
- Wiley R. H. (1973). Territoriality and non-random mating in sage grouse, *Centrocercus urophasianus*, *Anim. Behav. Mong.*, **6** (2), 85-169.
- Wiley R. H. (1974). Evolution of social organisation and life-history patterns among grouse, *Q. Rev. Biol.*, **49**, 201-227.
- Williams G. C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press.
- Williams G. C. (1975). *Sex and Evolution*, Princeton University Press.
- Williams G. C., Mitton J. B. (1973). Why reproduce sexually? *J. theoret. Biol.*, **39**, 545-552.
- Winterbourne M. (1970). The New Zealand Species of *Potamopyrgus* (Gastropoda: Hydrobiidae), *Malacologia*, **10**, 283-321.
- Wood R. J., Newton M. E. (1976). Meiotic drive and sex ratio distortion in the mosquito *Aedes aegypti*, *Proc. int. Congr. Ent.*, pp. 97-105.
- Wynne-Edwards V. C. (1962). *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*, Edinburgh, Oliver and Boyd.
- Young P. (1976). Ph. D. thesis, University of Cambridge.
- Zaffagnini F., Sabelli B. (1972). Karyological observations on the maturation of the summer and winter eggs of *Daphnia pulex* and *Daphnia middendorffiana*, *Chromosoma*, **36**, 193-203.
- Zahavi A. (1975). Mate selection—a selection for a handicap, *J. theoret. Biol.*, **53**, 205-212.
- Zahavi A. (1977). The cost of honesty (further remarks on the handicap principle), *J. theoret. Biol.*, **67**, 603-605.
- Zaret T. M. (1972). Predator-prey interaction in a tropical oacustrine system, *Ecology*, **53**, 248-257.

## УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Acarini*, арренотокические семейства и подсемейства 76, 206  
*Acarophenax*, живородящие клещи, в помете которых единственный самец оплодотворяет однопометных самок и погибает до своего рождения 206  
*Accipiter nisus*, половой диморфизм и соотношение полов 205  
*Acer negundo*, соотношение полов 209  
*Actitis macularis*, полиандрия 234  
*Aedes aegypti*, соотношение полов 211  
*Aleurodidae*, арренотокция 76  
*Ambystoma*, телитокические формы 69, 70  
*Anas*, забота о потомстве одного из родителей 233  
*Anolis garmani*, преимущество при скрещивании у крупных самцов 237  
*Anser*, забота о потомстве обоих родителей 233  
*Antennaria*, видовые апомиктические комплексы 79  
*Atriplex confertifolia*, соотношение полов в сухих и влажных местообитаниях 209  
*Avena barbata*, *A. fatula*, частичное перекрестное опыление 168  
*Avena sativa*, повышение приспособленности растений, возникших в результате перекрестного опыления 170  
*Aythya*, забота о потомстве одного из родителей 233  
  
*Bacillus rossius*, половое размножение в одной части ареала и аутомиксис — в другой 64, 89  
*Biomphalaria*, самооплодотворение в условиях изоляции и перекрестное — при наличии партнера 175  
*Bonasa umbellus*, повышение числа спариваний у самцов, занимающих центральную часть тока 200  
*Bosmina longirostris* (Cladocera), сезонный диморфизм, связанный с изменением давления хищников 85  
*Bromus mollis*, частичное перекрестное опыление 168  
  
*Calidris alba*, забота о потомстве 233  
*Calligrapha*, факультативный партеногенез 90  
*Capaea*, неспособные к самооплодотворению гермафродиты 165  
Caryophyllaceae, двудомность 177  
*Ceriodaphnia cornuta* (Cladocera), диморфизм 86  
*Clitumnus extradentalis*, аутомиксис 89  
*Cnemidophorus tessellatus*, партеногенез, диплоидные и триплоидные биотипы 81  
*Cnemidophorus uniparens*, партеногенез 69, 70



- Cnephia mutata*, триплоидные партеногенетические биотипы 80  
*Collinsia sparsiflora* (Scrophulariaceae), переход от самоопыления к перекрестному опылению 168  
*Crepis* (Compositae), комплекс апомиктических видов 79  
*Cygnus*, забота о потомстве обоих родителей 233  
Cynipidae, партеногенез 87
- Daphnia* (Cladocera), циклический апомиксис 83—86, 94, 98  
*Daphnia pulex*, *D. middendorffiana*, популяции, состоящие из одних самок, партеногенетически откладывающих «зимние яйца» 84  
*Dichanthium aristatum*, баланс между половым размножением и партеногенезом 88, 94, 98  
*Dinophilus*, определение пола до оплодотворения 194  
Diptera, отсутствие хиазм в мейозе самцов 22, 101; «феномен редких самцов» 182, 221; телитокия 80  
*Distichlis spicata*, соотношение полов в сухих и влажных местообитаниях 209  
*Drosophila*, полиморфизм по инверсиям 119; отсутствие генетической изменчивости соотношения полов 192; неслучайная связь между аллелями, определяющими изозимы, и структурой хромосом 118; фактор «соотношения полов» 190  
*Drosophila mangabeirai*, аутомиксис 65  
*Drosophila melanogaster*, неравновесность по сцеплению 114, 115; частота мутаций 242; отбор на повышение или понижение частоты рекомбинаций 102—103  
*Drosophila mercatorum*, аутомиксис 64  
*Drosophila subobscura*, выбор самцов самками 217, 225; инбридинг и число потомков 166, 169
- Ephedra viridis*, соотношение полов во влажных и сухих местообитаниях 209  
*Escherichia coli*, конкуренция между диким и быстро мутирующим штаммами 147; частота мутаций 242, 244
- Helix*, неспособность к самооплодотворению у гермафродитов 165  
*Hemidactylus*, партеногенез 67  
*Hieracium*, комплекс апомиктических видов 79  
*Hordeum vulgare*, частично перекрестное опыление 168  
*Houttuynia cordata*, апомиксис с отсутствием половых форм 50, 92
- Iceryini, арренотокия 75  
*Jacana spinosa*, полиандрия 233
- Lacerta*, партеногенез 67  
*Lagopus lagopus*, забота о потомстве 232  
*Leipoa ocellata*, забота о потомстве 235  
*Lolium multiflorum*, частичное перекрестное опыление 168  
*Lycaon pictus*, переходы самок из группы в группу 184
- Macaca mulatta*, переход самцов из группы в группу 184  
*Marmota monax*, соотношение полов 210  
*Micromalthus debilis*, арренотокия 76

*Moraba virgo*, аутомиксис 68, 80

*Neomorpha acutirostris*, половой диморфизм 238

*Neurospora crassa*, мутации и частота рекомбинаций 105—106

*Notobranchius guentheri*, выбор самцов самками 222—223

*Otiorrhynchus scaber*, партеногенез 81

*Oxyura*, забота о потомстве одного из родителей 233

*Papilio memnon*, супергены, контролирующие характер мимикрии 116—118

*Paripio anubis*, переход самцов из группы в группу 184

*Parus major*, инбридинг 183

*Passer domesticus*, диморфизм 238

*Peronyscus maniculatus*, предотвращение инбридинга 182—183

*Poa*, комплекс апомиктических видов 79, 98; псевдогамия 91

*Poecilia formosa*, партеногенез 69, 70, 73

*Poeciliopsis*, партеногенез 69, 70, 95—96

*Potamopyrgus antipodorum*, факультативный партеногенез 90—91, 94

*Potentilla* (Rosaceae), комплекс апомиктических видов 79, 93, 94, 98; псевдогамия 91—92

*Primula*, супергены, контролирующие гетеростилию 117

*Quiscalus quiscula*, соотношение полов 20, 221

*Rhea americana*, забота о потомстве 234

*Rumina*, самосовместимость гермафродитов с редким перекрестным оплодотворением 170

*Schistocerca gregaria*, отбор на частоту рекомбинаций 103

*Sipyloidea sipyilus*, партеногенез 89, 94

*Solenobia triquetrella*, партеногенез 81, 82

*Solidago*, размеры семян 201

*Spergula arvensis*, генетический полиморфизм семян 201

*Taraxacum*, бесполое клоны, продуцирующие не несущую никаких функций пыльцу 61; комплексы видов 78—79, 94

*Thalictrum fendleri*, соотношение в сухих и влажных местообитаниях 209

Thysanoptera, арренотокия 75

*Tribolium castaneum*, отбор на частоту рекомбинаций 103

Volvocidae, размеры колонии и степень анизогамии 200

*Xyleborus*, арренотокия 76

## ПРЕДМЕТНО-ТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Анизогамия, возникновение от примитивной изогамии 59, 189, 194—202  
Апомиксис 63; у животных 67—68; у растений 71, 78  
Аррентокия 63; связь с инбридингом и избытком самок 206; таксономические распределения 77  
Аутомиксис 63—65, 89; искусственный отбор у растений 72
- Бактериофаги  $\lambda$  и T4, скорость мутаций 242  
Балансовая теория, аргументы, основанные на циклическом партеногенезе 82, 84—85; поддержание генетических рекомбинаций 22, 100; быстро реализующиеся преимущества полового размножения 17, 57, 82—83, 93—94  
Бесполое размножение у растений с помощью луковиц, отводков и т. д. 71; с помощью семян, без участия полового процесса 72  
Благородный олень, драки между самцами 219  
Брачный партнер, преимущества гермафродитизма при отыскании 175; локальная конкуренция и соотношение полов 206—207
- Внешние условия, эволюционные изменения в связи с улучшением условий существования одного вида за счет других 43, 145; скорость изменения внешних условий и вымирание популяции 36—37; насколько популяция с половым размножением быстрее приспосабливается к меняющимся внешним условиям, чем бесполоя? 38; партеногенетические расы и местообитания 144; связь с соотношением полов 209—210; миграция, половое размножение и частота рекомбинаций при меняющихся внешних условиях 120, 129—133
- Выбор самцов самками 217; роль в поддержании полового размножения 225; выбор самцов с «гандикапом» 221—225; «самоутверждение при выборе» 221—224; связь с половым диморфизмом 236
- Вымирание видов, равновесие между вымиранием видов с половым размножением и появлением партеногенетических мутантов 98—99; связь с утратой эволюционного потенциала 75; «закон перманентного вымирания» Ван Валена 43; связь со скоростью эволюции и «грузом запаздывания» 34—39; моделирование случайного процесса вымирания 75
- Гапло-диплоидная система 64; соотношение полов 194  
Гапло-диплоидный цикл, схема возникновений 19—21
- Гермафродитизм 164; преимущества 59—61, 72; у животных 180—181; модели эволюции 170—176; исходное эволюционное состояние для высших растений 177; распределение ресурсов 59, 170—174; отбор на самосовместимость 164—165; отбор на самостерильность 166; частичная самостерильность 167; чередующийся гермафродитизм 176



- Гены, число и скорость мутаций 245; частота рекомбинаций 104; отбор и эффект «попутного транспорта» 147—150; влияние на соотношение полов 189—190, 202
- Гетерокарион, эволюция в направлении возникновения диплоидных клеток 19, 20; селективное преимущество 19
- Гетеростилия 117, 165, 178
- Гибридизация и возникновение полового диморфизма 237; связь с партеногенезом 70, 73
- Гибридная сила 19, 21; меньшая выраженность у видов с самоопылением 170
- Гиногенез (откладывание самками партеногенетических яиц после спаривания с самцом) 69, 73
- Гинодвудомные растения 62, 190
- Гистоны растений и животных, различие 48
- Горилла, переход самцов из группы в группу 184
- Груз генетический, груз запаздывания 37—38, 42; критика концепции 39—43; максимальная величина груза запаздывания 38
- Групповой отбор, аргументы в пользу роли в поддержании полового размножения 12—17, 56—67, 97—99; аргументы против «балансовой» теории 17—19; сосуществование половых и партеногенетических форм 95; объяснение циклического партеногенеза 84, 88; неудачные попытки объяснить возникновение полового размножения или поддержания процесса рекомбинации 17—18, 21, 99
- Двудомные растения 178
- Деревья гермафродитные, однодомные и двудомные 178—179; опыление 179
- Диплоидия, возможное преимущество 21
- Дисперсия генетическая, приспособленности (аддитивная) 219—222; соотношения полов 191—194
- ДНК: рекомбинации и репарации, 19, 193
- Жуки-долгоносики, апомиктические виды 67; географическое расселение 77
- Игр теория 190, 226, 227
- Изменчивость генетическая: возникновение при образовании хиазм 20, 21; высвобождение резервов за счет рекомбинации 24; реакция на отбор 24—26; в популяциях с половым и бесполом размножением 26—30; по частоте рекомбинаций 100, 102—106; соотношение полов 191—194
- Изогамия 58—59; эволюция, приводящая к анизогамии 59, 189, 194—202
- Инбридинг у аррентокических видов насекомых и клещей, с избытком самок 206; предотвращение инбридинга: у животных 181—185; у людей 185—189; у двудомных и однодомных растений 177; образование хиазм 157; пониженная приспособленность потомства 163—165; генетические последствия длительного инбридинга 169—170; инбридинг у гермафродитных растений 206; механизмы предотвращения 164; связь с отбором на повышение частоты рекомбинаций 157—160; соотношение полов 206—207
- Инверсии, неравновесность по сцеплению 118—119; неслучайная связь с ферментными локусами 114; у телитокических форм двукрылых 80
- Индюки, образование птенцов из неоплодотворенных яиц 66
- Кожи пересадка у *Cnemidophorus uniparens*, свидетельство генетической идентичности особей 81

- Коловратки пиявковидные, отсутствие самцов 76, 97; отряда Monogononta 76, 87; перезимовывающие половые и сразу развивающиеся бесполое яйца 17, 87
- Колонизация новых местообитаний, роль партеногенеза 145; гермафродитизм у первопоселенцев 178; колонизация двумя популяциями, отбор на рекомбинации 29, 129—130
- Конкуренция, между диким типом *E. coli* и мутантными штаммами 147; между половыми и бесполоыми популяциями при изменении внешних условий 125; за скрещивание 206
- Конкуренция sibсов, между потомками у прикрепленных организмов 174; в случае, когда приспособленность к одному признаку определяется многими локусами 141—142; характер расселения 142—143; быстро реализующиеся преимущества полового размножения и рекомбинаций 22, 133—134, 161—162; моделирование 134—141
- Корюшка, полигиния 235—236
- Кровосмешение, табу у человека 185—189
- Крупный рогатый скот: соотношение полов 193
- Лесные растения, доля гермафродитных, однодомных и двудомных форм 178—179
- Лошадь, скорость изменения коренных зубов в процессе эволюции 25
- Лягушка, забота о потомстве 235
- Мейоз, элиминация мужских генов у *Poeciliopsis* 69; при половом размножении эукариот 19, 21, 59; у самцов двукрылых (отсутствие хиазм) 22, 101; соотношение полов 206; подавление при апомиксисе 63, 66; необходимое условие развития у животных 74, 98
- Мейотический драйв 190, 211
- Миграции, заселение островов 44, 177—178
- Млекопитающие, более крупные самки 239; забота о потомстве 231
- Множества приспособленностей, распределение ресурсов у гермафродитов 170—171; факторы, определяющие форму кривой, которая ограничивает множества 173
- Мутатор (ген) у *E. coli* 147, 149, 246
- Мутации, равновесие между отбором и мутациями 26; терминирующие 243; диплоидия как предотвращение проявления вредных мутаций 21; закрепление в популяции 32—33; эффект «попутного транспорта» и скорость фиксации 48, 147—148, 246—247; частота мутаций 241, 246; частота в бесконечной бесполой популяции 247—248; частота мутаций и скорость эволюции 48; отбор на частоту рекомбинаций при наличии мутаций 154—156
- Мышь, соотношение полов 192—193
- Неравновесность по сцеплению в природных популяциях 101—102, 114—116, 116—119; связь с отбором на уменьшение частоты рекомбинаций 110; процессы, способствующие поддержанию 110—113; случайное возрастание, выгодные рекомбинации 147, 160, 161; связь со скоростью эволюции 28—30

Однодомность 164, 177; обеспечение перекрестного опыления 179; у деревьев 179

Оплодотворение внутреннее или внешнее и забота о потомстве 230—231  
Опыление, с помощью насекомых, у растений с гермафродитными цветками 173; ветром и водой, у двудомных и однодомных растений 174, 179

Острова, колонизация 44, 178

Отбор, искусственный, на аутомиксис 69; на pH крови у мышей 193; на число абдоминальных щетинок у мух 25; на частоту рекомбинаций 102—103; цена отбора (Холден) 39—40; групповой и индивидуальный 11—13 (см. также групповой отбор); «жесткий» и «мягкий» 41, 42; родственный отбор 93; модели эволюции с прерывистым отбором 46, 49, с непрерывно действующим отбором 46, 47, 49; «отбор второго порядка» 148; половой отбор 23, 217—240; пороговый отбор 41

Павлин, выбор самцов самками 221

Партеногенез, у животных 16, 36—71; аррентокия и телитокия 63; сосуществование генетически различающихся клонов 49; сосуществование двуполых и партеногенетических видов 83, 93—96; циклический партеногенез 83—87, 98; эволюционный потенциал 16, 74—82; факультативный, 17, 88—91, 98; географическое распространение 43, 82, 143—145; групповой отбор 16, 95; мейотический партеногенез, с премейотическим удвоением хромосом 67, 80; возникновение 69—71; у растений 71—74; псевдогамия 72, 91—93; быстро устанавливающееся равновесие между половым и бесполом размножением 88—90; двукратное преимущество 13—15; факторы, обеспечивающие преимущество 57—62

Перепончатокрылые, аррентокия и телитокия 63, 75; соотношение полов 194, 213; паразитические виды, соотношение полов и размер хозяев 209

Планктонные животные, гермафродитизм 180

Полиандрия у птиц 233

Полигамия: более интенсивный половой отбор 237; размеры самцов и успех при скрещивании 174

Полигиния у птиц 232; половой диморфизм 240

Полиплоидия, связь с апомиксисом у растений 73, 78; у телитокических олигохет 66

Пол, механизмы определения 211—212

Половое размножение как адаптация к сложным биологическим условиям 121, 144—145; скорость эволюции 24, 50; роль выбора самцов самками в поддержании полового размножения 225; медленно реализующиеся преимущества 15, 56; поддержание с помощью группового отбора 57; происхождение 18—22, 99; скорость эволюции 38, 40; быстро реализующиеся преимущества 17; аргументы в пользу «балансовой» теории 17, 57, 82—83; конкуренция между сибсами 121, 133—143, в непредсказуемых условиях 15, 23, 120, в пространственно меняющихся условиях 129—132; быстро устанавливающееся равновесие между партеногенезом и половым размножением 88

Половой диморфизм, предотвращение гибридизации на ранних стадиях видообразования 236; экологическая дифференциация 238; у полигамных видов 237, 240; роль полового отбора 237; степень полового диморфизма, как функция размеров тела у приматов 239; более крупные самки 238—239



- Половой отбор 23, 217; выбор самцов самками 217—225; моногамия, полигамия и половой диморфизм 236—240; забота о потомстве 225—236;
- Поморник короткохвостый, половой отбор 237
- Потомство, выведение, связь с гермафродитизмом 180; связь с распределением ресурсов 180
- Потомство, забота о нем 59, 62, 225; модели стратегий 226—230; у позвоночных 231—236
- «Попутный транспорт» 23; отбор генов 147—150; в моделях эволюции 48; скорость фиксации мутаций 147—149, 246—247; рекомбинации 150—153, 162
- Прикрепленный образ жизни, связь с гермафродитизмом у животных 180; закон «убывающей отдачи» применительно к семенам и пыльце 174
- Приматы: переход самок из группы в группу 184; моногамия 231; половой диморфизм по размерам 240
- Приспособленность генетическая: оценки для партеногенетических и размножающихся половым путем форм *Poeciliopsis* 95—96; результирующая 149; пониженная у инбредного потомства 163; самцы с гандикапом 223; средняя для популяции 37, 161; аддитивная генетическая дисперсия 219—221; изменчивость по приспособленности у разных полов 208—209
- Прокариоты, способность к генетической рекомбинации 18; частота мутаций 243
- Протандрия у гермафродитов 176; у растений 165
- Протогиния у гермафродитов 176
- Псевдогамия 72, 91—93
- Птицы: предотвращение инбридинга 183; забота о потомстве 231—236; половой диморфизм по размерам 237
- Пыльца, оплодотворение ядра, ведущего к образованию эндосперма (псевдогамия) 72, 91—93
- Раздельнополость 164; у животных 174; у растений 173, 178—179; предотвращение инбридинга 177
- Рекомбинации генетические как адаптация к сложным внешним условиям 145; потери приспособленности за счет рекомбинаций 116; замедление накопления вредных мутаций 51—55; скорость эволюции 24, 50; гены, повышающие частоту рекомбинаций 147—149; генетическая изменчивость по частоте 100, 102—104; природа изменчивости 105—106; невозможность объяснить поддержание рекомбинации с помощью группового отбора 18, 22, 99; эффект «попутного транспорта» 150—153, 162; происхождение, роль процесса репарации ДНК у прокариот 19; отбор против рекомбинаций при постоянных внешних условиях 100, 106—113; отбор на повышение частоты рекомбинаций при меняющихся внешних условиях 120, 128—129; быстро реализующиеся преимущества 22; быстродействующие факторы, понижение частоты 101; самооплодотворение и интенсивность отбора на частоту рекомбинаций 147, 154—156
- Ресурсы, распределение: при выведении потомства 180; на производство мужских и женских гамет у гермафродитов 59, 170—174
- Рожь, частота хиазм 157
- Рыбы (костистые), заботы о потомстве 235; партеногенетические виды 68
- Самки, избыток в природных популяциях 18, 88, 90, 91, 206; размеры 238
- Самооплодотворение, преимущество, связанное с отсутствием необходимости в брачном партнере 164; отбор у гермафродитов 164—166

- Самоопыление, отбор на самонесовместимость 165—170; у тропических видов 43; отбор на высокую частоту рекомбинаций 147—148, 157—160
- Самостерильность у растений 165—168
- Самцы, выбор самцов самками 182, 221—225; забота о потомстве 59, 62 (см. также забота о потомстве)
- Семена, размеры 201
- Сеноеды (*Psocidae*), облигатная телитокия 76
- Сингамия у эукариот 20, 21, 59
- Соотношение полов 59, 91, 189—191; генетическая дисперсия 191—194; в условиях локальной конкуренции за скрещивания 206—207; при случайном скрещивании 202—206; у общественных перепончатокрылых 213; устойчивое 202, 214—216; при меняющейся ценности самцов или самок 208—210
- Супергены, повышенная неравновесность по сцеплению 116—118
- Телитокия (развитие самок из неоплодотворенных яиц) 63; географическое расселение 77; с нормальным митозом (аутомиксис) 63—66, 69—70; с премейотическим удвоением хромосом 67—68, 69; с подавлением мейоза (апомиксис) 63, 69; у животных 66—68; у растений 71—73, 79; таксономическое распределение 76—77
- Тетеревины, забота о потомстве 232
- Тля, циклический партеногенез 87
- Токующие виды птиц 220
- Тропики, тропические леса 178—179; частота встречаемости партеногенетических форм 143—144
- Улитка, супергены, контролирующие цвет и раскраску раковин 117
- Устойчивая эволюционная стратегия (УЭС) 190—191, 222; забота о потомстве
- Ферменты, полиморфизм 40; данные при изучении частоты самоопыления у растений 168; роль в определении биотипов 81
- Хиазм образование, генетическая изменчивость частоты и локализации 22, 102; возникновение полового размножения 20; селективное преимущество 101. См. также Рекомбинации
- Хилла—Робертсона эффект 22—23, 50, 161
- «Храповик Меллера» 23, 51—55, 156, 160; частота мутаций 245, 246
- Цикломорфозы у *Cladocera* 86
- Человек, табу на кровосмешение 185—188; соотношение полов 204, 208; отсутствие доказательств межсемейной изменчивости соотношения полов 192
- «Черной Королевы» гипотеза 43, 77, 145
- Шимпанзе, переход самок из группы в группу 184
- Эволюционный потенциал партеногенетических линий 74—82; модель в бесполой популяции 48—50, в популяции с половым размножением 46—47
- Эволюция, скорость, сравнение со скоростью изменения признаков при искус-

- ственным отборе 25; равновесие между уменьшением изменчивости под действием отбора и ее возобновлением в результате мутаций 26; ограничение («цена отбора») 39—40; связь со скоростью мутаций 48; реакция на постепенное изменение внешних условий 34—39; реакция на отбор, основанный на ранее существующей генетической изменчивости 26—31; реакция на резкие изменения внешних условий 31—34; связь с половым размножением и частотой рекомбинаций 24, 50
- Экосистемы конвергентные и дивергентные 44; число видов, определяемое равновесием между вымиранием и видообразованием 44
- Эндомитоз (премейотическое удвоение хромосом) в некоторых случаях телитокии 67, 69
- Эукариоты, происхождение 18; схема возникновения мейоза 20
- Яйца, партеногенетические, откладываемые после спаривания 69; развитие неоплодотворенных яиц 63; размеры самки и яиц 201; «зимние» яйца у дафний 83 и коловраток 17, 87
- Ящерица, партеногенетические виды 67



# Оглавление

От переводчика . . . . .	5
Предисловие . . . . .	8
Глава 1. Постановка задачи . . . . .	11
Глава 2. Некоторые последствия полового размножения и рекомбинаций: I. Скорость эволюции . . . . .	24
Пreamбула . . . . .	24
А. Реакция на отбор, основанная на ранее существующей генетической изменчивости . . . . .	26
Б. Реакция на резкое изменение внешних условий, основанная на вновь возникающих мутациях . . . . .	31
В. Постепенное изменение внешних условий . . . . .	34
Г. Генетический груз, вымирание и гипотеза «Черной Королевы» . . . . .	39
Д. Модели неустановившейся и стационарной эволюции . . . . .	45
Е. Обзор моделей . . . . .	50
Глава 3. Некоторые последствия полового размножения и рекомбинаций: II. «Храповик Меллера» . . . . .	51
Глава 4. Может ли групповой отбор поддерживать половое размножение? Сравнительные данные . . . . .	56
Пreamбула . . . . .	56
А. Обладают ли партеногенетические разновидности двукратным преимуществом? . . . . .	57
Б. Природа, генетические последствия и происхождение партеногенеза у животных . . . . .	63
В. Партеногенез у растений . . . . .	71
Г. Эволюционный потенциал партеногенетических линий . . . . .	74
Д. Циклический и факультативный партеногенез: аргументы в пользу балансовой теории . . . . .	82
Е. Кто вымирает? . . . . .	93
Ж. Выводы . . . . .	97
Глава 5. Рекомбинации: постановка задачи . . . . .	100
Пreamбула . . . . .	100
А. Существует ли генетическая изменчивость по частоте рекомбинаций? . . . . .	102
Б. Отбор против рекомбинаций при постоянных внешних условиях . . . . .	106
В. Неравновесность по сцеплению и рекомбинационный груз: наблюдения . . . . .	114
Г. Супергены и инверсии . . . . .	116
Глава 6. Быстро реализующиеся преимущества полового размножения и рекомбинаций: I. Непредсказуемые внешние условия . . . . .	120
Пreamбула . . . . .	120
А. Отбор при переменных внешних условиях . . . . .	122
Б. Пространственная изменчивость внешних условий . . . . .	129
В. Конкуренция между сибсами . . . . .	133

Г. Непредсказуемость внешних условий: данные по географическому распространению партеногенетических разновидностей	143
Глава 7. Быстро реализующиеся преимущества полового размножения и рекомбинаций: II. Отбор в конечных популяциях	146
Препамбула	146
А. Отбор генов и эффект «попутного транспорта»: отступление	147
Б. «Попутный транспорт» и рекомбинации	150
В. Отбор на частоту рекомбинаций при наличии потока генов	154
Г. Влияние самооплодотворения на отбор в пользу высокой частоты рекомбинаций	157
Д. Выводы	160
Глава 8. Гермафродитизм, самооплодотворение и перекрестное опыление	163
Препамбула	163
А. Отбор по самосовместимости у гермафродитов	164
Б. Распределение ресурсов у гермафродитов	170
В. Другие модели гермафродитизма	175
Г. Гермафродитизм, однодомность и двудомность у растений	177
Д. Гермафродитизм у животных	180
Е. Предотвращение инбридинга у животных	181
Ж. Табу на кровосмешение у человека	185
Глава 9. Анизогамия и соотношение полов	189
А. Методы: устойчивые эволюционные стратегии	189
Б. Генетическая дисперсия соотношения полов	191
В. Анизогамия	194
Г. Соотношение полов при случайном скрещивании	202
Д. Соотношение полов в условиях локальной конкуренции за скрещивания	206
Е. Соотношение полов для случая, когда ценность самцов или самок меняется в зависимости от обстоятельств	208
Ж. Конкуренция между родителями и гаметами: мейотический драйв	211
З. Конкуренция между родителями и потомством	212
Приложение: Эволюция устойчивого соотношения полов	214
Глава 10. Половой отбор	217
А. Концепция «выбора самцов самками»	217
Б. Забота о потомстве	225
В. Моногамия, полигамия и половой диморфизм	236
Глава 11. Мутации	241
А. Является ли частота мутаций минимальной или оптимальной?	241
Б. Мутации и «попутный транспорт»	246
Приложение: Частота мутаций в бесконечной и бесполой популяции	247
Список литературы	249
Указатель латинских названий	260
Предметно-тематический указатель	263

## УВАЖАЕМЫЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Ваши замечания о содержании книги, ее оформлении, качестве перевода и другие просим присылать по адресу:

129 820, Москва, И-110, ГСП

1-й Рижский пер., д. 2,

издательство «Мир»

Дж. Мэйнард Смит

Эволюция полового размножения

Научный редактор Н. Н. Шафрановская

Мл. научн. ред. З. В. Соллертинская

Художник О. Г. Черных

Художественный редактор Б. Н. Юдкин

Технический редактор М. А. Страшнова

Корректор В. И. Киселева

ИБ № 2167

Сдано в набор 05.06.80. Подписано к печати 02.10.80. Формат 84 × 108 <sup>1</sup>/<sub>32</sub>.  
Бумага типографская № 2. Гарнитура таймс. Печать высокая. Объем 4,25  
бум. л. Усл. печ. л. 14,28. Уч.-изд. л. 15,02. Изд. № 4/0644. Тираж 10.000 экз.  
Заказ № 528. Цена 1 р. 10 к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»

Москва, 1-й Рижский пер., 2.

Ярославский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома при Государственном  
комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли  
150014, г. Ярославль, ул. Свободы, 97.



204204

1485

100  
P.

040  
197

~~1 р. 10 к.~~